SHOUT
SHARE
IT

3 9756

Beihefte
zum
Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben
von
Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. F. G. Kohl
in Berlin in Marburg.

Band XXII.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 11 Tafeln und 84 Abbildungen im Text.

1907
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Inhalt.

Seite

Georgevitch, Cytologische Studien an den geotropisch gereizten Wurzeln von *Lupinus albus*. Mit 1 Tafel 1—20

Schmidt, Über die Entwicklung der Blüten und Blütenstände von *Euphorbia* L. und *Diplocyathium* n. g. Mit 4 Tafeln und 6 Abbildungen im Text . . . 21—69

Hildebrand, Weitere biologische Beobachtungen. Mit 1 Abbildung im Text . . . . 70—84

Koop, Anatomie des Palmenblattes mit besonderer Berücksichtigung ihrer Abhängigkeit von Klima und Standort. Mit 21 Abbildungen im Text . . 85—159

Lindinger, Korkhäute an morphologischen und physiologischen Blättern. Mit 1 Tafel . . . . . 160—166

v. Derschau, Über Analogieen pflanzlicher und tierischer Zellstrukturen. Mit 1 Tafel und 2 Abbildungen im Text . . . . 167—190

Laibach, Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Mit 1 Tafel . . 191—210

Bernard, Le bois centripète dans les bractées et dans les écailles des Conifères. Mit 50 Abbildungen im Text . . . . 211—244

Schwendt, Zur Kenntnis der extrafloralen Nektarien. Mit 2 Tafeln . . . . 245—286

Servít, Über die Verzweigungsart der Muscineen. Mit 4 Abbildungen im Text . . . . 287—293

Schürhoff, Über *Penicillium crustaceum* Fries. Mit 1 Tafel . . . . 294—298

Cytologische Studien an den geotropisch gereizten Wurzeln von Lupinus albus.

Von

Peter M. Georgevitch.

Mit Tafel I.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß die Schwerkraft auf die Zellen der wachsenden Wurzel nur indirekt auslösend wirkt, das heißt, daß durch Massenbeschleunigung zuerst Durch- und Verlagerungsverhältnisse geschaffen werden, und erst durch diese die Reizung verursacht wird. Es ist aber noch nicht endgültig entschieden, ob die durch Verlagerung des Zellinhaltes verursachte Störung, oder nur der Druck der festen Körperchen auf die sensible Plasmahaut als tropistischer Reiz empfunden wird.

Es finden sich nun für beide Möglichkeiten sprechende Angaben in der Literatur und damit Meinungsverschiedenheiten.

Außerdem ist festgestellt worden, daß der geotropische Reiz in den perzeptorischen Zellen der Wurzelhaube perzipiert und durch das lebende Protoplasma weiter in die Streckungszone fortgeleitet wird, um erst hier eine Reaktion, und zwar eine Krümmung, auszulösen.

Hiernach ist anzunehmen, daß wir die ersten nachweisbaren Veränderungen in den Zellen der geotropisch gereizten Wurzel zuerst in den Haubenzellen, und dann in den Zellen der Streckungszone der Wurzel zu suchen haben.

I. Literatur-Übersicht.

Von den älteren Autoren ist es Sachs[1]), der sich mit der Frage beschäftigt hatte, „wie aus der Einwirkung der Erdanziehung eine Beschleunigung oder Verlängerung[2]) des Wachstums der Zellhäute resultiert“. Hierüber sprach er nur die Vermutung aus, daß „vielleicht alle geotropischen Wirkungen zunächst dadurch veranlaßt werden, daß das Protoplasma unter dem Einfluß der Schwere bestimmte Lagen in den Zellen einnimmt, die das Längenwachstum der Häute an der Unterseite beschleunigen oder befördern"[1]) (p. 813). Daraus folgerte er, „daß bei dem abwärtsgekrümmten Schlauch das Wachstum der konvexen Oberseite stärker, das der konkaven Unterseite langsamer gewesen ist, als die gekrümmte Stelle in vertikaler Stellung weiter gewachsen wäre".

---

[1]) Lehrbuch der Botanik. IV. Aufl. 1874.

[2]) Sicher Verlangsamung.

Dieser Auffassung stellte H. de Vries[2]) eine Hypothese entgegen, nach welcher die erste nachweisbare Veränderung in den geotropisch gereizten Zellen eine chemische sei, darin bestehend, daß in den Zellen der später konvex werdenden Seite die osmotisch wirkenden Stoffe im Zellsafte sich vermehren. Mit der Zunahme dieser Stoffe wird aber die Turgorausdehnung gesteigert, indem solche, im Zellsafte dieser Zellen gelöste Stoffe das umgebende Wasser durch das lebende Protoplasma stärker anziehen. Die Folge davon wäre, daß die Zellen auf der konvexen Seite viel mehr Wasser aufnehmen und sich vergrößern.

Demzufolge soll „bei den Wachstumskrümmungen mehrzelliger Organe zuerst die Turgorausdehnung auf der konvex werdenden Seite zunehmen, und daß erst durch diese eine Beschleunigung des Wachstums bedingt wird, durch welche die entstandene Krümmung völlig fixiert wird" (p. 835).

Zu ähnlichen Resultaten wie Sachs gelangt auch Th. Ciesielski[3]). Auch nach diesem Autor findet in den geotropisch gereizten Zellen eine Sonderung von Protoplasma dadurch statt, „daß an der nach unten liegenden konkaven Kante die Zellen der Wurzel mit dem dichteren Protoplasma derart vollgefüllt sind, daß sie fast undurchsichtig sind, während der Zelleninhalt um so dünnflüssiger und durchsichtiger erscheint, in je höher gelegenen Zellschichten er sich befindet, die an der obersten konvexen Kante gelegenen Zellen endlich einen klaren, fast wässerigen Inhalt führen" (p. 24).

Infolge dieser ungleichmäßigen Verteilung und Konzentration des Protoplasmas wird auch die Zellmembranausscheidung eine verschiedene sein, und zwar so, daß die Zellen der unteren Hälfte mit konzentrierterem Inhalte zur Ausscheidung der Membran weniger befähigt sind, als die Zellen der oberen Hälfte mit mehr verdünntem Inhalte, die sich zur Zellmembranbildung geeigneter zeigen. Deshalb werden die Zellen der oberen Hälfte besser und schneller wachsen als die Zellen der unteren, woraus sich eine Abwärtskrümmung ergeben soll.

Die Resultate von Ciesielski hat später Kohl[4]) bestätigt. Er untersuchte die Fruchtträger von *Phycomyces* und beobachtete bei den geotropischen Krümmungen, „daß Plasma auf der konkaven Seite des Organs angelagert, während auf der konvexen Seite ein durch Färbung, schwache Lichtbrechung und Bewegungserscheinung nach dem geringsten Druck auf das Objekt als sehr dünnflüssiger Zellsaft erkennbares Medium sich vorfand". Den kausalen Zusammenhang zwischen Protoplasmaansammlung und Krümmungserscheinung hat Kohl so erklärt, daß dort ein ergiebiges Wachstum der Membran zu konstatieren ist, wo ein leichter, beweglicher und wasserreicher Zellinhalt vorhanden ist, da infolge einer solchen Beweglichkeit des Zellinhaltes die Einlagerung neuer Zellmoleküle erleichtert wird.

---

[1]) Sicher verlangsamen.

[2]) Sur les causes des mouvements autoxotoniques des organes végétaux. (Bot. Ztg. 1879.)

[3]) Untersuchungen über die Abwärtskrümmung der Wurzel. (Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. I. 1872. H. 2.)

[4]) Plasmaverteilung und Krümmungserscheinungen. (Bot. Hefte. Forschungen a. d. bot. Garten zu Marburg. 1. H. V.)

Zum Teil Kohl bestätigend, zum Teil aber berichtigend stellte weiterhin J. Wortmann[1]) Untersuchungen in dieser Richtung an, und zwar zunächst an den einzelligen Organen — *Phycomyces*-Fruchtträgern — wo einfachere Verhältnisse vorliegen, um sie dann mit den Vorgängen bei den vielzelligen Organen in Vergleich zu setzen. Dabei gelangte Wortmann zu ähnlichen Resultaten wie Kohl, indem er bei heliotropischen Krümmungen des *Phycomyces*-Fruchtträgers feststellen konnte, daß „eine ganz auffallende, oft bis über die Mitte des Zelllumens hinausgehende Ansammlung von Plasma an der konkaven Seite, während an der gegenüberliegenden konvexen Seite ein viel dünnerer Wandbelag vorhanden ist".

Infolge dieser Plasmawanderung erfolgt durch entsprechendes Wachstum auch eine Krümmung der Zelle, deren Konkavität immer am Orte größerer Protoplasmaansammlung zu beobachten ist. Weiter stellt sich Wortmann die Frage, wie nun infolge dieser Plasmaansammlung die Krümmung zu stande kommt. Den ursächlichen Zusammenhang findet er hier in der Änderung der Elastizitäts- und Dehnbarkeitsverhältnisse der Membran und postuliert den Satz: „Diejenige Seite der Membran, nach welcher die Plasmabewegung gerichtet ist und an welcher dann die Plasmaansammlung stattfindet, erfährt ein starkes Dickenwachstum, sie wird, kurz gesagt, dicker als die gegenüberliegende" (p. 9). Auf mikroskopischem Wege konnte deshalb Wortmann an der konkaven Seite scharf gekrümmter *Phycomyces*-Fruchtträger die Zellenmembran „um mehr als das Doppelte so dick als die ihr gegenüberliegende Membranstelle" finden.

Die Elastizität der verdickten Membran wird größer, die Dehnbarkeit aber geringer, und infolgedessen dehnt sich beim gleichen Drucke die dünnere (konvexe) Seite stärker als die verdickte (konkave) Seite. „Hieraus aber folgt mit Notwendigkeit eine Krümmung der Zelle, deren Konkavität an der verdickten Membranstelle liegt."

Eine ähnliche Protoplasmaansammlung konnte Wortmann auch in den vielzelligen Organen feststellen, und zwar zunächst in den Zellen des Epicotyls von *Phaseolus* und dann in Wurzelzellen.

Außerdem gelang es Wortmann, eine Verdickung der Membran in den Zellen auf der Oberseite des Epicotyls nachzuweisen, dagegen vermißte er in den Zellen der geotropisch gereizten Wurzel eine solche Membranverdickung, trotz der deutlichen Protoplasmaansammlung in den Zellen gekrümmter Stellen, „in denen nur

---

[1]) Zur Kenntnis der Reizbewegungen.

Größendifferenzen der Zellen auf der konkaven und konvexen Seite sichtbar werden“.

Die Resultate Wortmanns wurden von Fr. Elfving[1]) einer näheren Prüfung unterworfen und dabei andere Gesichtspunkte gewonnen.

So konnte Elfving nachweisen, daß die Sporangienträger von Phycomyces auch dann sich krümmen, wenn sie gegen einen Widerstand, z. B. eine Glasplatte, stoßen. „Diese Krümmungen sind natürlich keine Reizerscheinungen, sondern eine rein mechanische.“ Dennoch findet man auch hier in der gekrümmten Partie dieselbe Verteilung des Protoplasma, wie auch in den geotropisch gereizten Zellen. Außerdem findet der Verfasser die Membran doppelt so dick an der konkaven, als an der konvexen Seite. Daraus zieht er den Schluß: wenn diese Veränderungen in der Zelle die Folge rein mechanischer Biegung sind, so dürfen sie nicht als ursächliches Moment, sondern als Folge der Krümmung selbst betrachtet werden.

Zu ähnlichen Resultaten gelangt Elfving auch für die vielzelligen Organe. Auch hier findet er, daß die differente Ausbildung der Gewebe der später konkav oder konvex werdenden Seite nicht von der Schwerkraft, sondern von der mechanischen Dehnung abhängig ist.

Ernst Mitschka[2]) untersuchte die keimenden Pollenschläuche von *Narzissus Tazetta* und gelangte zu ähnlichen Resultaten wie Elfving. Er stellte fest, daß an der konkaven Seite des Schlauches eine deutliche Plasmaansammlung sich vorfindet, daneben aber auch solche gekrümmte Schläuche sich finden ließen, die mit dichtem Plasma ganz erfüllt waren. Daraus schloß er, daß die Krümmung die primäre Erscheinung sei und die Protoplasmaansammlung erst nachträglich als die Folge der Krümmung sich vollziehe; sie ist also keine Ursache der Krümmung, sondern ihre Folge.

Bei der Besprechung der Veränderungen in den gereizten, geotropisch-sensiblen Organen gelangte Czapek[3]) nur zu negativen Resultaten, die er in folgendem Satze zusammenfaßt: „Weder im Protoplasma der Zellen, noch in den von demselben umschlossenen Organen lassen sich Differenzen feststellen. Mit Massenbewegungen, Ausscheidungsvorgängen im sensiblen Protoplasma hat man es daher nicht zu tun, wenn ein geotropischer Reiz perzipiert wird. Der osmotische Druck in gereizten Spitzenzellen ist der gleiche, wie in ungereizten. Die Reaktion des Saftes aus gedrückten Wurzelspitzen auf Lackmuspapier ist gleich schwach sauer, ob man nun geotropisch gereizte oder ungereizte Spitzen prüft.“ Jedoch konnte Czapek bestimmte Differenzen im chemischen Verhalten gereizter und ungereizter Wurzelspitzen feststellen. Diese Differenzen sind „quantitativer Natur und bestehen in Intensitätsunterschieden an beiderlei Objekten genau gleich angestellten Reaktionen“ (p. 208).

---

[1]) Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen der Pflanzen. 1888.

[2]) Über Plasmaansammlung in der konkaven Seite der gekrümmten Pollenschläuche. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. XVI. 1898.)

[3]) Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen. (Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XXXII.)

So konnte er nachweisen, daß geotropisch gereizte Wurzelspitzen mit Gujaktinktur sich schwächer blau färbten, als die ungereizten. Außerdem gaben die ungereizten Wurzelspitzen mit einer Lösung von Indigweiß eine stärker blaue Reaktion, als die gereizten.

Weiter gibt Czapek an, daß sich ein geotropisch sensibles Gewebe in den Wurzelspitzen nicht nachweisen läßt, daß vielmehr die Einrichtung des Perzeptionsapparates mit dem schaligen Aufbau der Wurzelspitze zusammenhängt.

„Dementsprechend ist" — nach Czapek — „der Satz aufzustellen, daß bei den orthotropen Wurzeln die Längsreihen der sensiblen Spitzenzellen zur Wahrnehmung und Unterscheidung des gegenseitig ausgeübten seitlichen Druckes befähigt seien, hingegen einen ihrer Achse parallelen Druck bezüglich dieser Richtung von und zur Wurzelspitze nicht zu unterscheiden vermögen."

Sehr ausführliche Angaben über die inneren Veränderungen in den geotropisch gereizten Wurzelzellen hat wohl B. Němec gemacht. In seiner Abhandlung „Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen"[1]) bespricht der Verfasser zuerst das Vorkommen von spezifisch schwereren oder leichteren Körperchen in der Haube normal gewachsener Wurzeln, und konstatiert, daß die Stärkekörner in der Wurzelhaube meist in der Columella vorkommen. In diesen Zellen befinden sich alle Stärkekörner in dem physikalisch unteren Teil der Zelle. Außerdem findet er Stärkekörner auch in sogenannten Deltazellen. Bei *Roriba amphibia* findet Němec den Zellkern immer in dem physikalisch oberen Teil der Zelle vor. Die Lage der Kerne und Stärkekörner hängt zusammen mit der Schwerkraftrichtung. Dies beweist Němec durch die Lageänderung der Organachse, mit welcher auch Kerne und Stärkekörner ihre Lage verändern. Eine weitere Veränderung in den Zellen der geotropisch gereizten Wurzelspitzen findet Němec in einer dichten Protoplasmaansammlung, die sich immer an der morphologisch unteren Zellwand erkennen ließ, welche in der normalen Ruhelage mit Stärkekörnern bedeckt war. Diese dichteren Plasmamassen erscheinen als dicke Lamellen und Fäden, die von zahlreichen Körnern umgeben waren. Solche Protoplasmamassen waren in der Mitte der von ihnen bedeckten Fläche am mächtigsten entwickelt und konisch vorgewölbt. Sie konnten auch andere unregelmäßige Form annehmen und färbten sich immer intensiver, als das übrige Protoplasma.

Nach Němec soll dieser dichte Plasmabeleg durch Ansammlung und Verdichtung des schon vorhandenen Plasma sich bilden und erst entstehen, nachdem das Organ aus seiner Ruhelage gebracht wurde, was die spezifisch schwereren Körperchen zur Veränderung ihrer Lage zwang. Als eine weitere Veränderung in den Zellen der geotropisch gereizten Wurzel beschreibt Němec eine Protoplasmaansammlung in den großen Pleromzellen, und zwar an der der Haube zugekehrten Seite. Diese Protoplamaansammlung ist nicht so stark ausgebildet, wie in den Haubenzellen, und läßt sich weniger deutlich von dem übrigen Plasma unterscheiden. Sie dauert in den Pleromzellen, solange die Wurzel geotropisch gereizt wird, und verschwindet, wenn dieselbe in die Ruhelage zurückgekehrt ist. Die Reaktion selbst erfolgt bei positiv geotropischen Organen in der Art, daß diejenigen Zellwände, welchen die spezifisch schwereren Körperchen aufliegen, konkav das heißt kürzer werden, dagegen die gegenüberliegende physikalisch obere Zellwand konvex, das heißt länger wird.

---

[1]) Jahrbücher f. wiss. Bot. Bd. XXXVI.

Aus dieser Literaturübersicht ersehen wir, daß die Einwirkung des Schwerkraftreizes und die Veränderungen in den Zellen geotropisch gereizter Organe in sehr verschiedener Weise gedeutet wurden.

Danach erschien es wünschenswert, eine cytologische Untersuchung an den geotropisch gereizten Wurzeln vorzunehmen, und der Frage über die nachweisbaren Veränderungen in den Zellen der geotropisch gereizten Wurzel mit den verbesserten Hilfsmitteln der mikroskopischen Technik näherzutreten.

II. Eigene Beobachtungen.

Untersucht wurden Wurzelspitzen von *Lupinus albus*. Die Samen ließ ich im Leitungswasser bei Zimmertemperatur 15 bis 24 Stunden anquellen, wobei das Wasser gewechselt wurde, und säte sie dann in feuchte Sägespäne aus. Nach zwei bis drei Tagen erlangten die Keimwurzeln eine Länge von vier bis fünf Zentimeter, und solche Wurzeln dienten als Untersuchungsobjekte. Um die möglichen Veränderungen in den Zellen geotropisch gereizter Wurzeln feststellen zu können, wurde eine Reihe von Versuchen in der Weise angestellt, daß ich die wachsenden Wurzeln aus ihrer normalen in eine beliebige abnorme Lage brachte. Zu diesem Zwecke steckte ich die Wurzeln in Federkiele und auch Strohhalme und überführte sie nach ihrer Versetzung in verschiedene Lagen (horizontal, umgekehrt vertikal, unter 45° und 150° von der normal vertikalen Lage) in Sägespäne, die durch Überstülpen einer Glasglocke über den Blumentopf dauernd mäßig feucht erhalten wurden. In dieser Lage ließ ich die Wurzeln verschieden lang (von einigen Minuten bis mehrere Tage) wachsen, und konnte dabei feststellen, daß die durch den Schwerkraftreiz hervorgerufenen Veränderungen ziemlich gleichmäßig waren, weshalb die graduellen Verschiedenheiten vernachlässigt wurden.

Als Fixierungsmittel wurde das Flemming'sche Osmiumsäure-Gemisch angewendet, und zwar in der Modifikation, wie sie im Bonner Botanischen Institut gebraucht wird:

2 % Osmiumsäure	25 ccm,
1 % Chromsäure	180 ccm,
Eisessig	12 ccm,
Destilliertes Wasser . . .	210 ccm.

Damit aber die bei Experimenten fixierte Lage der Wurzelspitze in der Fixierungsflüssigkeit nicht verändert wird, wurde folgendermaßen verfahren: In das Gefäß mit der Fixierungsflüssigkeit wurde die Hälfte eines Objektträgers mit einer Doppellamelle von Fliespapier eingetaucht. Die abgeschnittenen Wurzelspitzen befestigte ich auf einer dem Objektträger anliegenden Papierlamelle in der schon fixierten Lage und bedeckte dann die Wurzelspitzen mit der anderen Papierlamelle. Beide Fliespapierlamellen samt den Wurzelspitzen wurden dann ganz in die Fixierungsflüssigkeit eingetaucht und die Wurzelspitzen so in ihrer Lage erhalten. In der Fixierungsflüssigkeit ließ ich die Objekte 48 Stunden liegen und wusch sie dann in fließendem Wasser drei bis vier Stunden aus. Die Entwässerung erfolgte durch Alkohol von steigender Konzentration, dann wurden die Objekte durch Chloroform in Paraffin überführt, wo sie drei bis vier Tage blieben. Die Dicke der Mikrotom-Schnitte betrug vorwiegend 5 μ. Die Schnitte wurden größtenteils nach dem Flemmingschen Safranin, Genzianaviolett, Orange g. Verfahren gefärbt und das Auswaschen und Differenzieren in bekannter Weise vorgenommen. Außerdem gelangte zur Anwendung die Haematoxylin-Methode nach Heidenhain, und zwar das abgekürzte Verfahren des Bonner Instituts. Zuletzt gelangten die gefärbten Schnitte in Nelkenöl und weiterhin in Xylol-Kanada-Balsam.

Durch Untersuchungen von Ch. Darwin[1]) und besonders durch die von Czapek[2]) sind allgemein als perzipierendes Organ für den Schwerkraftreiz die vordersten 1—2 mm der Wurzelspitze erkannt worden.

In dieser Region der Wurzelspitze müßten also die ersten nachweisbaren Veränderungen in den geotropisch gereizten Zellen gesucht werden und wie wir sehen werden, sind solche Veränderungen tatsächlich dort aufzufinden.

Die Wurzelhaube von *Lupinus albus* entsteht durch die Tätigkeit des Dermatokalyptrogens (Fig. 1 D) und besteht auf dem Längsschnitte aus sechs längsverlaufenden und nach der Spitze schwach divergierenden Zellreihen. An beiden Seiten dieser sogenannten Columella grenzen mehrere Reihen von Deltazellen, das heißt solcher Zellen, welche die Form eines Dreiecks aufweisen.

Die Zellen der Columella besitzen mehr oder weniger rechteckige Form, dagegen die Deltazellen, mit Ausnahme der äußersten Zellreihen, eine unregelmäßige Form. In den Zellen der Columella wie auch in den Deltazellen befinden sich Stärkekörner, was schon den älteren Autoren (H. Schacht, Sachs) bekannt war.

In den jüngsten fünf Zellreihen der Columella treten uns keine Stärkekörner entgegen, in den übrigen Etagen aber nehmen die Stärkekörner den physikalisch unteren Teil der Zelle ein, ebenso in den Deltazellen, wo sie die Zellecken in mehreren Reihen ausfüllen.

---

[1]) Das Bewegungsvermögen der Pflanzen. Deutsch von V. Carus.

[2]) Untersuchungen über Geotropismus. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXVII.)

Dagegen ist in den schmalen langgestreckten Zellen der äußersten Reihen die Stärke diffus über die ganze Zelle zerstreut. Der Zellkern in der Columellazelle ist mehr oder weniger dem physikalisch oberen Zellende genähert, mit Ausnahme der jüngsten Zellreihen, wo der Kern im Zentrum der Zelle liegt. Das Protoplasma in den Zellen der normalen Wurzel ist gleichmäßig über die ganze Zelle verteilt und zeigt die gewöhnliche alveolare Struktur. Ähnliche Verhältnisse beschrieb auch Němec für die Haube der Adventivwurzel von *Roripa amphibia,* nur mit dem Unterschiede, daß bei *Roripa* in den ältesten zwei Schichten der Columella die Stärkekörner unregelmäßig verteilt sind, während bei *Lupinus* auch in diesen Zellen die Stärkekörner den physikalisch unteren Zellteil einnehmen.

Němec und Haberlandt¹) haben schon darauf aufmerksam gemacht, daß die Lage der Kerne und der Stärkekörner mit der Schwerkraftrichtung zusammenfällt, und daß durch Lageveränderung der Organachse auch die als spezifisch schwerere Körperchen aufzufassenden Stärkekörner dem Zuge der Schwerkraft folgen. Weiter ist von Němec nachgewiesen worden, „daß die Tätigkeit der Pflanzenorgane, den Schwerkraftreiz zu perzipieren, von dem Vorhandensein der mit leicht passiv beweglichen, spezifisch schwereren Körperchen versehenen Zellen abhängig ist“ (p. 141). Außerdem ist von demselben Autor nachgewiesen worden, daß das Vorhandensein der spezifisch schwereren Körperchen in den sensiblen Zellen des perzeptorischen Organs unbedingt notwendig ist für die Perzeption des Schwerkraftreizes, welcher als Druck schwererer Körperchen auf die sensible Plasmahaut empfunden wird.

Gegen diese Auffassung sind in neuerer Zeit von verschiedenen Seiten Bedenken geäußert worden. So hob Jost²) hervor, daß die Stärkekörner „bei intermittierender Reizung nicht auf eine Seitenwand überrollen und sich auf dieser ansammeln“. Das ergab sich aus der Untersuchung mit Linsenwurzeln, die längere Zeit intermittierend gereizt wurden und an denen sich feststellen lies, daß „nicht mehr alle Stärkekörner in der Ruhelage, sondern zahlreiche auch unregelmäßig in der Zelle zerstreut“ sich vorfanden (p. 176). Daraus zieht Jost den Schluß, „daß die Stärkekörner nicht als Statolithen funktionieren können“.

Zu ähnlichem Schlusse kam auch Hans Fitting³) auf Grund seiner Beobachtungen. Nach ihm soll die Ansammlung der Stärkekörner für die Geoperzeption und für die Einleitung der Reaktion bedeutungslos sein (p. 389), und bei vielen seiner Versuche wurde eine solche Ansammlung auf den entsprechenden Hautschichten gar nicht beobachtet.

Noll⁴) setzte die von ihm untersuchten Keimlinge ebenfalls

---

¹) Über die Perzeption des geotrop. Reizes. 1900.

²) Die Perzeption des Schwerkraftreizes in den Pflanzen. (Biol. Zentralblatt. Bd. XXII. 1902. Nr. 6.)

³) Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLI. 1905. Heft 2—3.)

⁴) Kritische Versuche zur Statolithenhypothese. (Sitzungsberichte der Niederrheinischen Ges. für Natur- und Heilkunde. 1905.)

„einer intermittierenden Reizung, und zwar von entgegengesetzten Seiten“ aus und konnte dabei beobachten, „daß die ganze Stärkemenge in den Zellen nach der konkaven Seite des Organs hin verlagert“ war, „sie nahm also gerade die entgegengesetzte Stellung von derjenigen ein, wie sie die Stärke-Statolithenhypothese fordert“ (p. 6).

Diese Einwände zu seiner Statolithentheorie hat Haberlandt in seiner Abhandlung: „Bemerkungen zur Statolithentheorie“[1]) widerlegt und hält an seiner schon geäußerten Ansicht fest.

Bei solchem Sachverhalte schien es mir wünschenswert, einige Versuche auch in dieser Richtung anzustellen, was von mir in zweierlei Art vorgenommen wurde.

Die ersten Versuche stellte ich so an, daß ich der wachsenden Wurzel eine abnorme Lage durch Überstülpen von Federkielen aufnötigte, wodurch ich die Organachse in eine horizontale oder umgekehrt vertikale Lage oder schließlich unter 45° und 150° von der normal vertikalen Lage verschieden lange halten konnte. Bei den andern Versuchen wurden die frei wachsenden Wurzeln in die horizontale oder in umgekehrt vertikaler Lage (mit der Spitze nach oben) gebracht. Wurde die Organachse in die horizontale Lage versetzt und durch Überstülpen von Federkielen am Zurückkehren in die normale Lage verhindert, so zeigten sich auf den Schnitten sämtliche Stärkekörner der physikalisch unteren Zellwand angelagert, und zwar in einer einfachen oder doppelten Schicht (Fig. 2).

Dasselbe war zu beobachten, wenn die Wurzelspitze umgekehrt vertikal gestellt wurde (Fig. 3).

Auch hier nehmen die Stärkekörner den physikalisch unteren Zellteil, das heißt den der früheren Ruhelage gegenüberliegenden ein.

Dagegen weisen die Stärkekörner eine weniger deutlich ausgeprägte Lage auf, wenn die Organachse um 45° aus ihrer normalen Lage gebracht wurde. Jedoch läßt sich auch hier eine Verlagerung der Stärkekörner in die Ecken der sensiblen Zellen und derjenigen Zellwände, welche der physikalisch unteren Seite der Organachse zugekehrt sind, feststellen (Fig. 4).

Ähnlich verhalten sich die Stärkekörner, wenn die Organachse um 150° aus ihrer normalen Lage gebracht wurde. Hier ist aber weiter zu bemerken, daß die Stärkekörner mehr an der physikalisch unteren Zellwand, als in den Zellecken gelagert sind (Fig. 5).

In der zweiten Versuchsreihe wurde, wie schon bemerkt, die Organachse einer frei wachsenden Wurzel in die horizontale Lage gebracht. Bei näherer Untersuchung der Präparate konnte ich feststellen, daß sämtliche Stärkekörner der physikalisch unteren Zellwand auflagen, und zwar in einer einfachen oder doppelten Schicht (Fig. 6).

Wurde aber die wachsende Wurzelspitze umgekehrt vertikal mit der Spitze nach oben gestellt, so erfolgte die Verlagerung der Stärkekörner in der Weise, daß sie von der morphologisch unteren Zellwand zuerst eine Strecke weit sich entgegensetzten und dann nach einer Seitenwand der Zelle langsam, einzeln oder in Gruppen von mehreren glitten, aber selten die physikalisch untere Zellwand bei inverser Stellung vollkommen erreichten (Fig. 7).

---

[1]) Jahrb. für wiss. Bot. Bd. XLII.

Nach einer längeren Einwirkung der Schwerkraft (etwa zwei bis drei Stunden) bedeckten die Stärkekörner vollständig eine Seitenwand der Zelle und der Zellkern nahm den physikalisch oberen Zellteil ein. Der ganze Vorgang macht den Eindruck, als ob die wachsende Wurzel horizontal gelegen hätte und die Schwerkraft senkrecht zur Organachse gerichtet gewesen wäre.

Die Ursache dieser Erscheinung wird jedenfalls darin zu suchen sein, daß die frei wachsende Wurzelspitze eine nutierende Bewegung ausführt, wodurch die Stärkekörner einer Seitenwand mehr angelagert und an das Überfallen an die physikalisch untere Zellwand verhindert werden. Dabei spielen die Wachstumsvorgänge eine wichtige Rolle, indem die aufwärts gerichtete Wurzelspitze durch den Krümmungsvorgang alle möglichen Lagen von der inversen bis zu der normal vertikalen durchmachte. Die Stärkekörner folgen immer dem Zuge der Schwerkraft und richten sich so nach der jeweiligen Lage der Wurzelspitze, bis sie schließlich die morphologisch untere Zellwand erreicht haben, wobei auch die Wurzelspitze in ihre normale Lage zurückgekehrt ist.

Einen sehr ähnlichen Vorgang der Verlagerung von spezifisch schwereren Körperchen hat auch K. Giesenhagen[1]) für die Wurzelhaare von *Chara* beschrieben. Den in den Wurzelhaaren von *Chara* befindlichen Glanzkörperchenkomplex betrachtet Giesenhagen „als ein der Perzeption des Schwerkraftreizes dienendes Organ“.

In der umgekehrt vertikalen Lage des Wurzelhaares erfahren diese Glanzkörperchen eine Verlagerung in der Weise, daß sie von der Wurzelspitze zuerst zurückweichen, wobei die Körnchengruppe gelockert wird. „Erst nach Stunden zeigt sich in der Körnchengruppe das Bestreben, aus der unregelmäßigen Verteilung zur Ansammlung an der linken Wurzelseite überzugehen.“ Zu gleicher Zeit wird auch äußerlich die beginnende Wurzelkrümmung wahrnehmbar.

Wenn man die Zellen aus der Haube der normal gewachsenen Wurzel mit denjenigen aus der Haube geotropisch gereizter Wurzel vergleicht, so kann man noch eine weitere Veränderung in den letzteren konstatieren, und zwar in der Verteilung ihres Protoplasmas.

In den sensiblen Zellen der normal gewachsenen Wurzel ist das Protoplasma ganz regelmäßig über die ganze Zelle verteilt, zeigt Wabenstruktur und eine Anzahl größerer und kleinerer Vakuolen. Dagegen finden wir in den Haubenzellen geotropisch gereizter Wurzeln eine Protoplasmaansammlung vor, die ganz bestimmte Lagen in den Zellen einnimmt, und eine gewisse Beziehung zu der Lage der Stärkekörner zeigt. Diese Protoplasmaansammlung ist als ein dichter Plasmabeleg entwickelt und besitzt eine vom übrigen Plasma abweichende Struktur. Sie erscheint nämlich sehr dicht und mit viel engeren Waben, als im übrigen Protoplasma und färbt sich an den Präparaten auch viel intensiver als die Umgebung.

---

[1]) Über innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzel von *Chara*. (Berichte d. deutsch. bot. Gesellschaft. Bd. XIX. Heft 4.)

Weiter ist zu bemerken, daß dieser Plasmabeleg bei vollkommener Ausbildung der ganzen Zellwand aufliegt und in der Mitte der Wand am mächtigsten entwickelt ist.

Diese Protoplasmaansammlung treffen wir an den Präparaten in den Zellen sowohl der freien, als auch der in der Zwangslage gewachsenen Wurzelspitzen, und zwar in letzteren mächtiger entwickelt. In Figur 2 sehen wir, daß diese Protoplasmaansammlung die morphologisch untere Zellwand, wo früher Stärkekörner in der Ruhelage gelegen hatten, eingenommen hat. Dasselbe Verhältnis ist auch in Figur 3 dargestellt, wo die Protoplasmaansammlung besonders stark ausgebildet ist und deutlich die Wabenstruktur zeigt. Außerdem sieht man noch feine Plasmastränge von dichterem Plasmabeleg nach dem übrigen feinkörnigen Protoplasma sich hinziehen, was jedenfalls auf einen genetischen Zusammenhang zwischen dem dichteren Plasmabeleg und übrigem dünnflüssigen Plasma hindeutet. In Figur 6, in der einige Zellen aus der in horizontaler Lage gewachsenen Wurzel zur Darstellung kamen, sehen wir sehr deutlich diese Protoplasmaansammlung ausgebildet. Sie bedeckt auch hier die morphologisch untere Zellwand vollkommen und erscheint in deren Mitte am mächtigsten entwickelt, so eine konische Form aufweisend.

In den unregelmäßig viereckigen Zellen nimmt diese Plasmaansammlung mehr oder weniger die Zellecken ein, wie auch die Stärkekörner in den Deltazellen aus der in normaler Lage gewachsenen Wurzelspitze. Desgleichen sehen wir in der Figur 7, in welcher einige Zellen aus der in umgekehrt vertikaler Lage gewachsenen Wurzel dargestellt sind. Plasmaansammlung nimmt die morphologisch untere Zellwand ein und zeigt dieselbe Struktur, wie dies in den vorigen Figuren dargestellt wurde.

Etwas abweichend verhalten sich die sensorischen Zellen, wenn die Wurzelspitze in einem Federkiel unter 45° Abweichung von der normalen Lage gewachsen war. In Figur 4 sind einige sensible Zellen aus einer solchen Wurzel abgebildet. Wie schon erwähnt, nehmen die Stärkekörner in dieser Lage der Wurzelspitze eine Zwischenstellung ein und füllen mehr oder weniger die Zellecken aus. Die Protoplasmaansammlung sehen wir aber nicht mehr die morphologisch untere Zellwand einnehmen, sondern sie befindet sich jetzt an der Seitenwand der Zelle, und zwar an derjenigen Zellwand, welche der Oberseite des Organs zugekehrt ist. Auch hier sehen wir sie die Mitte der Zellwand einnehmen, aber nicht ihre ganze Fläche bedecken. Die größte Ausdehnung zeigt diese Protoplasmaansammlung ebenfalls in ihrer Mitte, wo sie konisch vorgewölbt ist. Bemerkenswert ist weiter, daß das übrige dünnflüssige Protoplasma mit dem Zellkern den morphologisch oberen Zellteil einnimmt, dagegen die Mitte und der morphologisch untere

Zellteil plasmaärmer sind, und von Vakuolen eingenommen werden. Eine weitere Verlagerung der Protoplasmaansammlung sehen wir in der Figur 5 dargestellt. Hier können wir konstatieren, daß die Protoplasmaansammlung von der Seitenwand weiter vorgerückt ist und sich der morphologisch unteren Zellwand genähert hat. Sie hat aber noch nicht die untere Zellwand vollständig erreicht, sondern füllt die Zellecken aus, und zwar diejenigen, welche gebildet sind von der morphologisch unteren und von jener Seitenwand, welche der Oberseite des Organs zugekehrt ist. Es ist weiter zu betonen, daß die Protoplasmaansammlung die Zellecken selten vollständig ausfüllt, daß vielmehr der Plasmabeleg in Form einer dicken Lamelle die Zellecken schneidet, und mit deren Seiten ein Dreieck bildet. Sehr oft kommt diese Erscheinung auch dadurch zu stande, daß sich eine oder mehrere Vakuolen in der Protoplasmaansammlung gebildet haben, und sich dadurch ein Teil des dichteren Protoplasmas als eine dicke Lamelle vom übrigen Plasma getrennt hat. In diesem Falle erscheinen auch die Seiten der Zellecken mit dünner Schicht von solchem Protoplasma ausgekleidet.

Wie schon erwähnt, hat auch Němec solche Protoplasmaansammlungen in den sensorischen Zellen einiger Pflanzenarten beobachtet. So beschreibt er eine Plasmaansammlung in den Haubenzellen von *Pisum sativum*, wo er an der morphologisch und in der Ruhelage auch physikalisch unteren Zellwand einen dichten Plasmabeleg vorfindet. Demnach bedeckt dieser Plasmabeleg diejenige Zellwand, welche in der Ruhelage von den Stärkekörnern belegt wird. Diese Plasmaansammlung beschreibt Němec „als dicke Lamelle oder Fäden, die der Zellwand parallel verlaufen und von zahlreichen Körnern umgeben sind, oder überhaupt nur aus zahlreichen Körnern zusammengesetzt“ (p. 149).

Diese letzte Angabe von Němec kann ich aber nicht bestätigen, mir zeigte, wie ich bei Besprechung dieser Verhältnisse schon hervorhob, die Protoplasmaansammlung eine dichte, jedoch deutlich wabige Struktur.

Als letzte Art von Veränderungen in den Haubenzellen von geotropisch gereizten Wurzeln ist endlich noch die Lagerung des Zellkerns zu verzeichnen. Wir haben gesehen, daß der Zellkern in den Haubenzellen der normalen Wurzel immer der physikalisch oberen Zellwand mehr oder weniger genähert ist, ausgenommen vier bis fünf Zellreihen der Columella, wo die Kerne das Zentrum der Zelle einnehmen. In allen bis jetzt beschriebenen Verlagerungen des Zellinhaltes beim Wachstum der Wurzel in einer Zwangslage sehen wir auch den Zellkern eine ganz bestimmte Lage zu der Organachse einnehmen. So sehen wir in den Zellen einer horizontal gewachsenen Wurzel (Fig. 2) den Zellkern über den Stärkekörnern und der physikalisch oberen Zellwand genähert liegen. Er verhält sich somit anders als die Protoplasmaansammlung.

Einen sehr ausgeprägten Gegensatz zwischen der Lage des Zellkernes und der Protoplasmaansammlung bringt uns Figur 3 zur Anschauung. Da sehen wir, daß der Zellkern und die Stärkekörner die physikalisch untere, die Protoplasmaansammlung aber die physikalisch obere Zellwand eingenommen hat. Auch hier liegt der Zellkern den Stärkekörnern auf, und ist von dünnflüssigem Protoplasma umgeben.

Diesen Fall möchte ich besonders hervorheben, und darauf hinweisen, daß sich der Zellkern hier als physikalisch schwererer Körper verhält, indem er der physikalisch unteren Zellwand genähert und nur durch Stärkekörner von dieser getrennt ist. In Figur 4, welche uns einige Zellen aus einer 45° von der normalen Lage abgelenkten Wurzel darstellt, sehen wir, daß der Zellkern der physikalisch oberen Zellwand sich nähert. Dieselbe Lagerung des Zellkerns finden wir auch in den Zellen aus der horizontal frei gewachsenen Wurzel, wie sie in Figur 6 schon dargestellt ist.

Dagegen finden wir in den Haubenzellen aus der in umgekehrt vertikaler Lage frei gewachsenen Wurzel (Fig. 7) den Zellkern der physikalisch unteren Zellwand angenähert, sowie auch in Figur 3 dargestellt wurde, mit dem Unterschiede aber, daß in ersterem Falle die Stärkekörner einer Seitenwand, in letzterem der physikalisch unteren Zellwand auflagen.

Aus den beschriebenen Verhältnissen können wir nun folgern, daß der Zellkern sich wie ein physikalisch leichterer Körper nur dann verhält, wenn die Organachse eine normal vertikale oder horizontale Lage, oder endlich eine Zwischenlage eingenommen hat. Dagegen verhält sich der Zellkern als physikalisch schwererer Körper, wenn die Organachse eine umgekehrt vertikale Lage eingenommen hat.

Aus dieser Tatsache ist aber weiter zu folgern, daß die Verlagerung des Zellkerns infolge der verschiedenen Lage der Organachse nicht eine passive, rein physikalische sein kann; sondern als Lebensvorgang der Zelle aufgefaßt werden muß.

Angaben für die passiven rein physikalischen Bewegungen in den pflanzlichen Zellen finden wir vor in den Resultaten, welche D. Mottier[1]) für verschiedene Pflanzenarten, welche der Wirkung einer Zentrifugalkraft ausgesetzt waren, gewonnen hatte. So hat Mottier für *Cladophora* gefunden (p. 328), daß bei der Einwirkung einer Zentrifugalkraft von 1700 bis 1800 g während 1½ Stunde der ganze Zellinhalt als eine dichte Masse an einer Zellseite angehäuft war. Dasselbe findet Mottier auch für *Spirogyra* nach ¾ stündiger Wirkung der Zentrifugalkraft, während welcher Zeit der ganze bewegliche Zellinhalt eine vollständige Verlagerung in der longitudinalen Richtung erfahren hat.

Ebenso findet Mottier in den Staubfadenhaaren von *Tradescantia* eine vollständige Verlagerung von Nucleus und beweglichem Cytoplasma samt den Einschlüssen als eine dichte Masse an die „untere“ Zellpartie.

In gewissen Zellen der Wurzelspitzen von *Zea, Vicia* und *Phaseolus* konnte Mottier weiter nachweisen, daß nicht nur der Kerninhalt innerhalb der Kernmembran in der Richtung der Zentrifugalkraft verlagert wurde, sondern daß der Nucleolus durch die

---

[1]) The effect of centrifugal-force upon the cell.

Kernmembran in das umgebende Cytoplasma hinausgeschleudert wurde, wodurch bewiesen wird, daß das Kernkörperchen relativ schwerer ist, als die anderen Bestandteile des Zellkernes. Schließlich findet Mottier in den gestreckten Zellen der Wurzelspitze die Zellkerne in Kontakt mit derjenigen Zellwand, gegen welche die Zentrifugalkraft gerichtet war (p. 353). Aus diesen kurz skizzierten Resultaten Mottiers ist der Schluß wohl berechtigt, daß die Verlagerung der Zellkerne sowie des ganzen Zellinhaltes der untersuchten Pflanzenarten eine passive, rein physikalische ist, da die Verlagerung des ganzen Zellinhaltes in der Richtung der einwirkenden Kraft stattfindet. Diese Schlußfolgerung ist aber wenigstens für die geotropisch gereizten Wurzeln von *Lupinus albus* nicht berechtigt, da bei der Verlagerung der Zellkerne in den Haubenzellen der gereizten Wurzeln die Zellkerne nicht immer dieselbe Lage zu der einwirkenden Schwerkraft einnehmen und positiv oder negativ geotropisch sich verhalten können.

Eine Verlagerung des Zellkernes hat auch Němec für einige Pflanzenarten beschrieben, und ist zu dem Schlusse gekommen, „daß sowohl die Stärkekörner als auch die Kerne in der Columella der Wurzelhaube und auch wohl in den übrigen näher angegebenen Organen sich wie spezifisch schwerere oder leichtere Körperchen verhalten, und nach Lageveränderung der Organe passive, rein physikalisch hervorgerufene Bewegungen ausführen“ (p. 130).

So beschreibt Němec unter anderem die Zellkerne von *Pisum sativum* als spezifisch leichtere Körperchen, die sich langsamer als die Stärkekörner bewegen. Bei der Umkehrung der Wurzel von *Pisum* konnte Němec konstatieren, daß nach 20 bis 25 Minuten schon alle Stärkekörner in physikalisch unteren Zellteilen sich angesammelt haben, während der Zellkern seine Lage noch nicht verändert hat. „Er steigt erst in den nachfolgenden 20 bis 30 Minuten in den physikalisch oberen Teil des Zellraumes hinauf“ (p. 128).

Wir haben aber schon gesehen, daß die Zellkerne in der Wurzelhaube von *Lupinus albus* in der normalen Lage den oberen Teil des Zellraumes einnehmen, verhalten sich also als spezifisch leichtere Körperchen, daß aber bei der Umkehrung um 180° der Zellkern seine Lage beibehalten hatte, und nicht in den physikalisch oberen Teil des Zellraumes hinaufgestiegen war, obgleich die Wurzelspitze in dieser Lage 45 Stunden ununterbrochen verweilt hatte.

Eine weitere Bestätigung für diese Auffassung finden wir in den Angaben, welche Frank Marion Andrews[1]) für die Bewegungen des Zellkernes einiger Pflanzen, welche ebenfalls der Wirkung der Zentrifugalkraft ausgesetzt waren, gemacht hatte. Er untersuchte dieselben Pflanzenarten wie auch Němec und fand alle Zellkerne in den der Zentrifugalkraft ausgesetzten Pflanzenorganen „in das zentrifugale Zellende geschleudert“ (p. 35). Daraus schließt er, daß das spezifische Gewicht der Zellkerne größer war, als das der übrigen Zellbestandteile.

---

[1]) Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. (Jahrbuch für wiss. Bot. Bd. XXXVIII.)

Wenn aber die Zellkerne den physikalisch oberen Zellteil einnahmen, und sich scheinbar als spezifisch leichtere Körperchen verhielten, wie dies Němec auch für Zellkerne von *Pisum sativum* beschrieben hatte, so kann dies „nicht auf physikalische, sondern auf physiologische Gründe zurückzuführen sein“ (p. 36).

Aus diesen und schon angeführten Gründen kann ich die Angaben, welche Němec über die Bewegung des Zellkernes gemacht hat, nicht bestätigen, und betrachte diese Bewegung nicht als passive, rein physikalische, sondern als einen aktiven Lebensvorgang der Zelle selbst.

Der normale Zellkern von *Lupinus albus* (Fig. 8) besitzt im ruhenden Zustande einen sehr großen Nucleolus mit einigen Vakuolen, und sein ganzer Chromatingehalt ist auf einen schmalen Saum an der Kernmembran verteilt.

Zwischen diesen beiden Kernbestandteilen befindet sich an den Präparaten ein heller Hof, welcher den Nucleolus vollständig umgibt. In frischem Zustande ist aber von einem Hofe nichts zu bemerken, und ist deshalb als ein Kunstprodukt der Fixierung zu betrachten, wie das auch von Strasburger[1]) für *Galtonia candicans* und *Funkia Sieboldiana* besonders betont wurde (p. 10).

In den Zellen der geotropisch gereizten Wurzel besitzen die Kerne dieselbe Form und Verteilung ihrer Bestandteile, weisen aber einige Größenunterschiede in den verschiedensten Zonen des Organs auf, wie ich das in folgendem noch ausführlicher betonen werde. Im übrigen verhalten sich die Kerne aus den Zellen der normal gewachsenen, wie auch geotropisch gereizten Wurzel vollständig gleich, und folgen den allgemeinen Gesetzen der mitotischen Teilung.

Es wurde schon eingangs betont, daß der geotropische Reiz in den Haubenzellen der wachsenden Wurzel perzipiert wird, daß aber der Reiz notwendigerweise durch das Protoplasma weiter in die Streckungszone geleitet werden muß, da erst hier, und nicht in den Haubenzellen die Reaktion, das heißt die Krümmung ausgeführt wird. Deshalb erscheint es von Interesse, die motorischen Zellen dieser Zone einer näheren Prüfung zu unterziehen und zu sehen, ob sich vielleicht auch hier einige Veränderungen im Zellinhalte feststellen lassen. In den meristematischen Zellen des Vegetationspunktes und der nächsten Umgebung lassen sich keine Abweichungen zwischen normalen und geotropisch gereizten Wurzeln feststellen. In beiden Fällen sind die Zellen voll mit Plasma erfüllt und der Zellkern nimmt das Zentrum der Zelle ein. Eine Strecke weiter, etwa 1200 μ von dem Vegetationspunkte, wo bei geotropisch gereizten Wurzeln Abwärtskrümmung am deutlichsten sich zeigt, lassen sich schon auffallende Veränderungen in den Zellen einer sechs Stunden in horizontaler Lage frei gewachsenen Wurzel feststellen. Die Größenunterschiede der Zellen an der physikalisch unteren und oberen Seite des Organs sind hier sehr beträchtlich. So sehen wir in Figur 9a, in welcher die zwei äußeren Zellreihen des Periblems aus der unteren Partie des Organs dargestellt sind, daß die Zellen eine prismatische, in der Längsrichtung des Organes sehr flache Form aufweisen und dementsprechend eine sehr kurze, aber breite Form angenommen haben. In dieser Zone sind die Zellen protoplasmareich und der ganze Zellinhalt mit dem Plasma erfüllt. Die Zellkerne nehmen das Zentrum der Zelle ein. Die äußeren Zellreihen des Periblems an der physikalisch oberen Seite des Organs zeigen gerade entgegengesetztes Verhalten. So sind in der Figur 9b zwei äußere Zellreihen des Periblems aus derselben Wurzel und derselben Region, welcher auch die in der Figur 9a dargestellten Zellen entnommen wurden, abgebildet. Hier sehen wir, daß die Zellen in der Längsrichtung des Organs mehr gestreckt, also länger als breit erscheinen. Diese Zellen sind im Vergleiche mit den in der Figur 9a dargestellten Zellen protoplasmaärmer und mit großen Vakuolen versehen. Die Zellkerne sind mehr oder weniger den physikalisch oberen Zellwänden genähert und bedeutend größer, als die Zellkerne der in Figur 9a dargestellten Zellen aus derselben Region. Von den äußersten Zellreihen nach dem Zentrum des Organs zu finden wir alle möglichen Übergänge von Größenunterschieden der Zellen, und schließlich im Plerom die indifferente Zone mit langgestreckten schmalen Zellen. Dieses Verhalten der Zellen in der Krümmungszone ist ganz analog demjenigen, welches die Zellen infolge der Wirkung eines einseitigen Zuges bezw. Druckes aufweisen. So hat Kny[1]) für die Wurzel von *Vicia Faba* ein ähnliches Verhalten beschrieben. Kny hat die wachsende Wurzel der Wirkung eines einseitigen Zuges bezw. Druckes in der Weise ausgesetzt, daß er etwa 50 bis 100 mm lange Wurzeln von Keimpflanzen U-förmig zusammengebogen hat und dieselbe mit der Krümmungsstelle in eine kurze Glasröhre von 5—10 mm lichter Weite hineingeschoben hat. Die Keimpflanze samt der Glasröhre wurde in gute Gartenerde gepflanzt und dort einige Wochen liegen gelassen. Bei solchen Wurzeln konnte Kny feststellen, daß an der konkaven Seite „die noch teilungsfähigen Zellen in longitudinaler Richtung stark zusammengedrückt" erscheinen. An der Konvexseite des Organs dagegen, wo die Zellen der Wirkung eines entsprechenden Längszuges ausgesetzt waren, zeigen durch die Krümmungsstelle geführte Längsschnitte, daß „die Rindenzellen verhältnismäßig in longitudinaler Richtung länger und zahlreicher sind, als an der Konkavseite" (p. 80). Aus diesem Vergleich möchten wir wohl den Schluß ziehen, daß die Schwerkraft in ähnlicher Weise auf die Zellen der aus ihrer normalen Lage abgelenkten Wurzelspitze einwirkt, wie der einseitige Zug bezw. Druck.

---

[1]) Typische und allotypische Kernteilung.

Wir stellen also fest, daß an der physikalisch unteren, das heißt konkaven Seite die Zellen der Wirkung eines longitudinalen Druckes ausgesetzt sind und dementsprechend in der Längsrichtung des Organs zusammengedrückt erscheinen. Sie zeigen ein geotzopisches

---

[1]) Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen.

Wachstum in der Richtung des geringsten Widerstandes bei dem Druck, welchen die aktiven Zellen in der zurückgelegenen Partie des Organs durch ihr Bestreben, weiter zu wachsen, auf die vornliegenden Zellen ausüben.

Ein plastisches Wachstum der Zellen in der Richtung des geringsten Widerstandes hat Ch. Hottes[1]) bei den mechanischen Einwirkungen auf die wachsende Wurzel von *Vicia Faba* beschrieben (p. 35).

An der konvexen Seite des Organs sind dagegen die Zellen der Wirkung eines seitlichen Zuges ausgesetzt, und deshalb erhalten sie eine seitliche Abplattung. Durch dieses verschiedenartige Wachstum der Zellen an den antagonistischen Seiten eines Organs ist das Zustandekommen einer Krümmung als Endreaktion leicht zu verstehen.

In den Zellen der Wurzelspitzen von *Lupinus albus* konnte ich aber weder in der perzeptorischen, noch in der motorischen Zone ein ungleiches Wachstum der entgegengesetzten Zellwände feststellen.

Němec dagegen beschreibt für die von ihm untersuchten Pflanzenarten ein solches ungleiches Längenwachstum der Zellwände, wodurch die Endreaktion zu stande kommt.

Nach ihm erfolgt die Reaktion in der Weise, „daß bei negativ geotropischen Organen die Zellwände, denen die physikalisch schwereren Körperchen anliegen, konvex werden, das heißt im Endresultate sich mehr verlängern, als die physikalisch oberen Zellwände. Für positiv geotropische Organe gilt das Umgekehrte; hier werden nämlich konvex (länger) die physikalisch oberen Zellwände" (p. 167). Diese Angabe von Němec kann ich nicht bestätigen, da ich, wie schon erwähnt, keinen Größenunterschied in den gegenüberliegenden Zellwänden der Haubenzellen feststellen konnte, dafür aber deutlich ein ungleiches Wachstum der Periblemzellen in der Krümmungszone an den entgegengesetzten Seiten des Organs nachweisen konnte.

Diese letzte Tatsache möchte ich besonders hervorheben, da sie bis jetzt nicht genügend zur Erklärung einer geotropischen Krümmung verwertet wurde. Dabei möchte ich noch erinnern, daß der Schwerkraftreiz, wie meistens angenommen wird, aus den perzeptorischen Zellen durch das lebende Protoplasma in die motorische Zone geleitet wird und erst hier die Endreaktion, das heißt die Krümmung hervorruft.

Die Art und Weise aber, wie die Krümmung selbst in der motorischen Zone zu stande kommt, ist meiner Ansicht nach noch nicht genügend erklärt. Nach Němec soll nämlich die Reaktion auch in der motorischen Zone dadurch zu stande kommen, „daß bei den positiv geotropischen Organen die physikalisch unteren Flächen konkav werden, und das Umgekehrte bei negativ geotropischen Organen gilt" (p. 168). Aus dieser Erklärung können wir aber noch nicht ersehen, wie die physikalisch untere Fläche bei den positiv geotropischen Organen konkav wird, und können nur vermuten, daß auch hier die antagonistischen Zellwände ungleich wachsen müssen. Da ich aber feststellen konnte, daß die motorischen Zellen ein verschiedenes Wachstum und verschiedene Form an der physikalisch unteren Seite einerseits und oberen Seite des Organs andererseits aufweisen, so kann ich auch dieser Ansicht von Němec nicht beipflichten.

---

[1]) Über den Einfluß von Druckwirkungen auf die Wurzel von *Vicia Faba*. (Inaugural-Dissertation. 1901.)

Als eine weitere Veränderung in den Pleromzellen der motorischen Zone, beschreibt Němec (p. 160) „an den gegen die Haube gekehrten Wänden starke und dichte Plasmaansammlungen“. Diese Plasmaansammlung sieht man bald, nachdem die Plasmaansammlungen in den Haubenzellen entstanden sind. Sie sollen aber nicht so scharf vom übrigen Plasma begrenzt sein, wie in den Haubenzellen und nur so lange erkennbar, als die Wurzel geotropisch gereizt wird.

Eine solche Plasmaansammlung in den Pleromzellen der motorischen Zone aus der Wurzel von *Lupinus albus* konnte ich nicht an den gegen die Haube gekehrten Wänden nachweisen. Dagegen vermochte ich festzustellen, daß gerade an den der Haube entgegengesetzten Wänden der protoplasmatische Zellinhalt viel dichter erscheint, als an den der Zellhaube zugekehrten Wänden, welchen eine Anzahl von Vakuolen anliegt, wie das in der Figur 10 dargestellt ist. Auch an den nach Heidenhains Methode gefärbten Präparaten konnte ich eine Plasmaansammlung an den der Haube zugekehrten Wänden nicht nachweisen.

Ebensowenig ist eine Membranverdickung in den Zellen an der konkaven Seite des Organs, wie sie Wortmann für einzellige Organe beschrieben hat, zu konstatieren.

Ergebnisse.

Die Wurzelhaube von *Lupinus albus* entsteht durch die Tätigkeit des Dermatokalyptrogens und besitzt eine Columella, welche im Längsschnitte sechs Längsreihen von Zellen aufweist.

In den Columellazellen, wie auch in den anstoßenden Deltazellen befinden sich Stärkekörner, die in der normalen Lage der physikalisch unteren Zellwand aufgelagert sind. In den Zellen normaler Wurzelspitzen nimmt der Zellkern den physikalisch oberen Zellteil an und verhält sich als spezifisch leichterer Körper.

Bei der Änderung der Organachsenlage folgen die Stärkekörner dem Zuge der Schwerkraft und verhalten sich als spezifisch schwerere Körperchen (Fig. 2, 3, 4, 5, 6, 7). Außer der Verlagerung der Stärkekörner zeigt sich auch eine dichte Protoplasmaansammlung, die sich intensiver als das übrige, dünnflüssigere Protoplasma färbt. Gewöhnlich bedeckt diese Plasmaansammlung die ganze Zellwand, der sie auf liegt, und ist in deren Mitte am stärksten vorgewölbt. Die Lage dieser Protoplasmaansammlnng steht in einer bestimmten Beziehung zu der Lage der Stärkekörner, und zwar so, daß die Protoplasmaansammlung die morphologisch untere, also der

Wurzelspitze zugekehrte Zellwand einnimmt, wenn die Schwerkraft rechtwinkelig (Fig. 2) oder parallel (Fig. 3) zu der Organachse gerichtet ist, und die Stärkekörner die physikalisch untere Zellwand bedecken. Dagegen nimmt sie eine Zwischenstellung ein und füllt die Ecken der Zelle, wenn die Organachse aufwärts über 90° aus ihrer normalen Lage abgelenkt wurde (Fig. 5). Schließlich liegt die Protoplasmaansammlung einer Seitenwand der Zelle an, und zwar derjenigen, welche der Oberseite des Organs zugekehrt ist, wenn die Organachse um einen kleineren Winkel als 90° aus ihrer normalen Lage abgelenkt wurde, und wenn die Stärkekörner die Zellecken ausfüllen (Fig. 4). Bei der Veränderung der Organachsenlage verändert auch der Zellkern seine Lage.

Diese Bewegung des Zellkerns ist aber keine passive, rein physikalische, sondern eine aktive und als Lebensvorgang der Zelle anzusehen. Diese Auffassung wird dadurch begründet, daß der Zellkern bei der Verlagerung der Organachse sich verschieden, und zwar entweder positiv (Fig. 3, 7) oder negativ (Fig. 1, 2, 6) geotropisch verhalten kann, daß er also nicht passiv dem Zuge der Schwerkraft folgt.

Der Zellkern im ruhenden Zustande besitzt einen großen Nucleolus mit einigen Vakuolen. Sein ganzer Chromatingehalt ist auf einen schmalen Saum an der Kernmembran verteilt. Zwischen beiden Kernbestandteilen ist ein heller Hof an den Präparaten vorhanden. In frischem Zustande ist ein solcher Hof nicht zu sehen; er ist als ein Kunstprodukt der Fixierung aufzufassen. Dieselbe Form und die Verteilung des Inhaltes zeigt auch der Kern aus den Zellen der geotropisch gereizten Wurzeln. Bei der Zellteilung verhalten sich die Kerne in beiden Fällen gleich und zeigen normale mitotische Kernteilung. In dem meristematischen Teile der geotropisch gereizten Wurzelspitze ist keine Abweichung von der normalen festzustellen. Dagegen läßt sich in der Streckungszone eine Größendifferenz zwischen den Zellen der konkaven und konvexen Seite des Organs nachweisen. An der konkaven Seite sind die Zellen der Wirkung eines Druckes ausgesetzt und erscheinen demgemäß kurz und breit, sie zeigen hier ein geotropisches Wachstum (Fig. 9a). Die Zellen der konvexen Seite des Organs sind dagegen der Wirkung eines longitudinalen Zuges ausgesetzt und erscheinen deshalb verlängert (Fig. 9b). Daraus möchten wir folgern, daß die Wirkung der Schwerkraft auf die wachsende Wurzel in ähnlicher Weise sich kundgibt, wie die Einwirkung von einseitigem Zug bezw. Druck.

Erklärung der Figuren.

Sämtliche Figuren sind mit Hilfe des Abeschen Zeichenapparats gezeichnet. Die Angaben der Okulare und Objektive beziehen sich auf das Mikroskop von Leitz mit Ausnahme von Figur 1.

Fig. 1. Teil eines medianen Längsschnittes durch die Wurzelhaube. D = Dermatokalyptrogen. Vergr. Ok. 1 von Leitz. Obj. D von Zeiß.

Fig. 2. Zellreihen aus der Wurzelhaube einer 72 Stunden im Federkiele horizontal gewachsenen Wurzelspitze. Längsschnitt Vergr. Ok. 3, Obj. 6.

Fig. 3. Zwei Zellreihen aus einer 45 Stunden im Federkiele umgekehrt vertikal gewachsenen Wurzelspitze. Vergr. Ok. 3, Obj. 6. Längsschnitt.

Fig. 4. Zellengruppe aus der Wurzelspitze, welche 24 Stunden im Federkiele unter 45° von der normalen Lage gewachsen ist. Vergr. Ok. 3, Obj. 6. Längsschnitt.

Fig. 5. Vier Zellreihen aus der Haube einer Wurzel, die im Federkiele unter 150° Ablenkung von der Normallage gewachsen war. Vergr. Ok. 3, Obj. 6. Längsschnitt.

Fig. 6. Zellenzüge einer Wurzelspitze, welche vier Stunden frei in horizontaler Lage gewachsen war. Vergr. Ok. 3, Obj. 6. Längsschnitt.

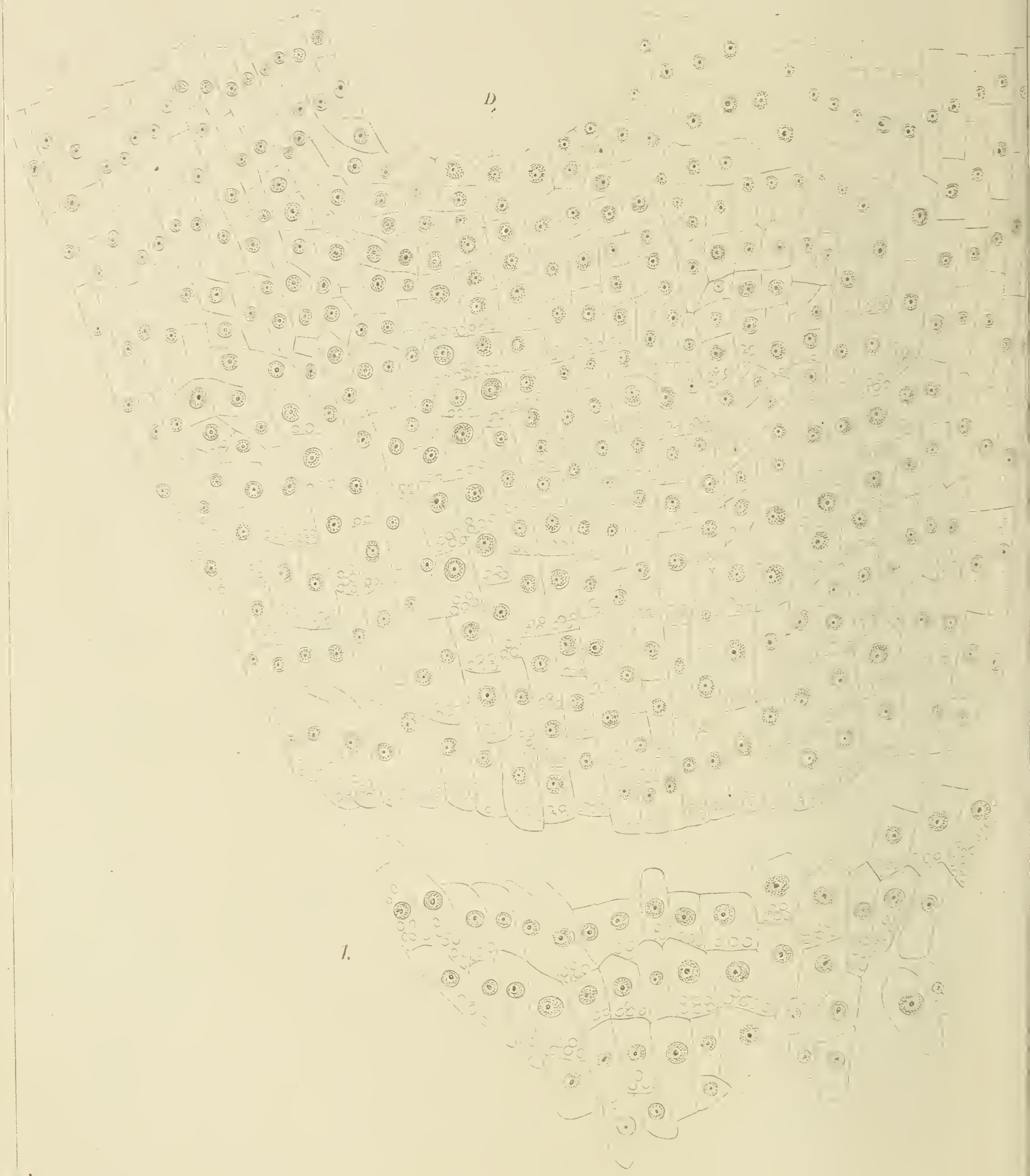
Fig. 7. Zwei Zellreihen aus dem Längsschnitte einer Wurzel, welche eine Stunde in umgekehrt vertikaler Lage frei gewachsen war. Vergr. Ok. 3, Obj. 6.

Fig. 8. Eine Periblemzelle aus dem Längsschnitte einer normalen Wurzelspitze. Der Zellkern ist in ruhendem Zustande. Vergr. Ok. 4, Obj. 1/12. Öl-Immersion.

Fig. 9 a. Zwei äußere Zellreihen aus dem Periblem einer Wurzel, welche sechs Stunden horizontal gewachsen war und die Krümmung schon zeigte. Die Zellen sind einer von dem Vegetationspunkte etwa 1260 μ entfernten Zone von der Unterseite des Organs entnommen. Vergr. Ok. 3, Obj. 6. Längsschnitt.

Fig. 9 b. Dasselbe wie in Figur 9 a, nur sind die Zellen der physikalisch oberen Seite des Organs entnommen.

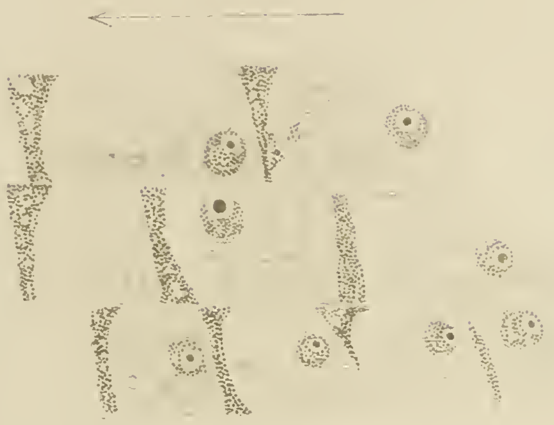
Fig. 10. Eine Pleromzelle aus dem Längsschnitte einer Wurzel, welche 45 Stunden in umgekehrt vertikaler Lage im Federkiele gewachsen war. Vergr. Ok. 4, Obj. 1/12. Öl-Immersion.



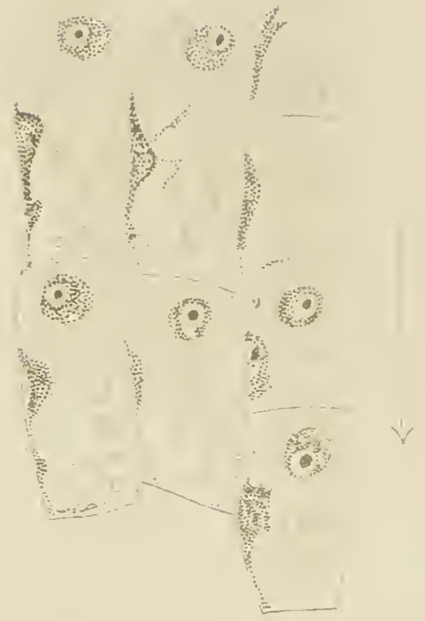
Gerzovits [illegible] del.

Verlag von C.

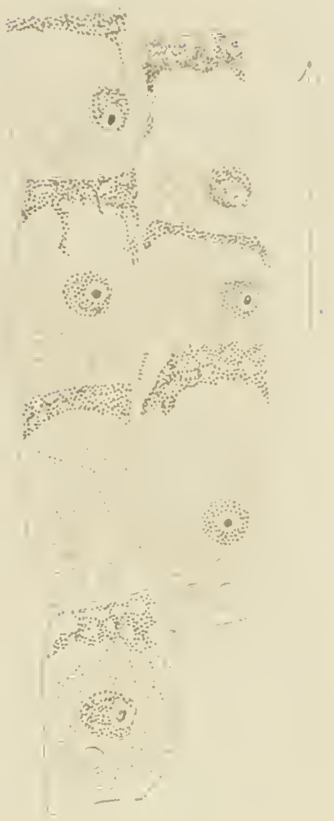
2.



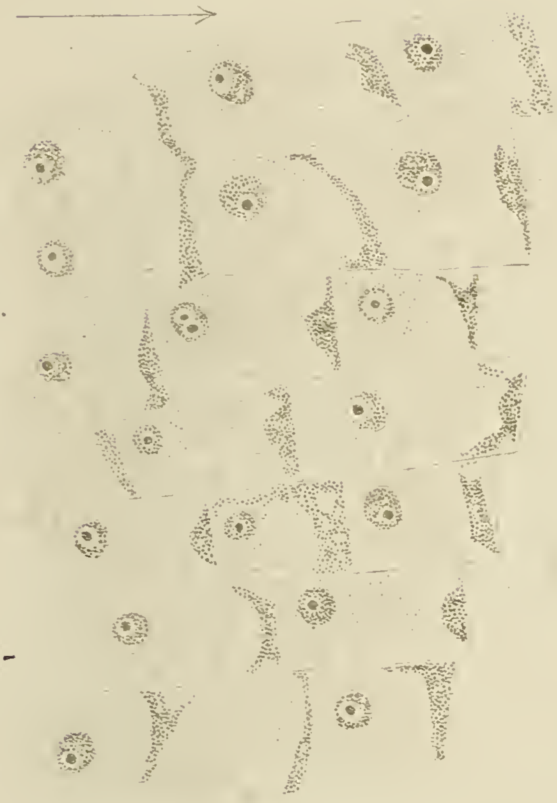
4.



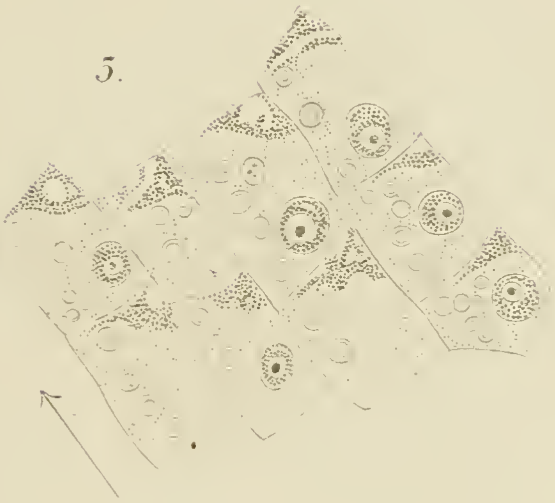
3.



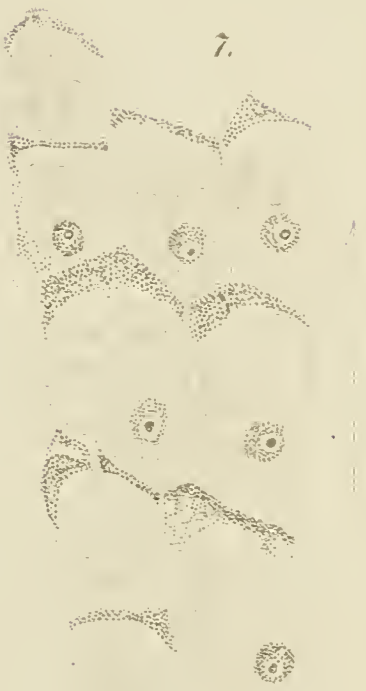
6.



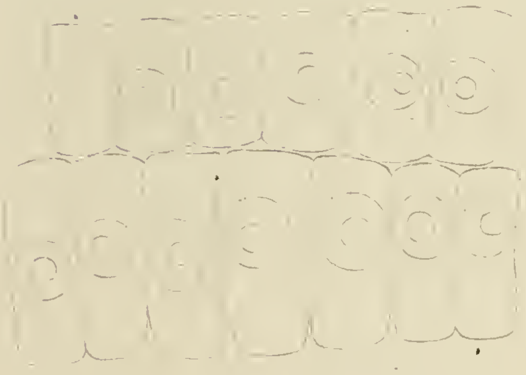
5.



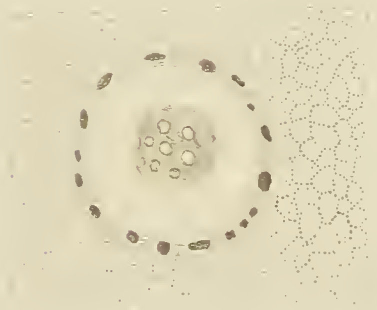
7.



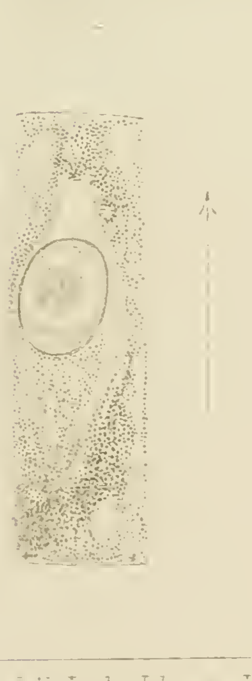
9a.



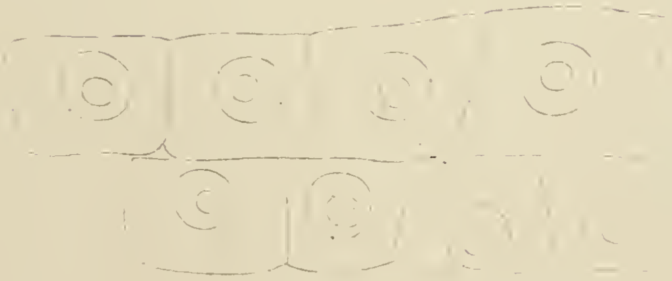
8.



10.



9b.



ich in Dresden.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

Über die Entwicklung der Blüten und Blütenstände von Euphorbia L. und Diplocyathium n. g.

Von

Heinrich Schmidt, Hamburg.

Mit Tafel II—V und 6 Abbildungen im Text.

Einleitung.

„Es ist ein Bedürfnis des menschlichen Geistes, sich eine Vorstellung zu bilden über die Bedingung der Formgestaltung wachsender Organismen im allgemeinen“, mit diesem Satz hat ein hervorragender Botaniker das Grundproblem der heutigen Morphologie gekennzeichnet. In dem Teil dieser Wissenschaft, der sich mit dem Bau der Pflanzen beschäftigt, wurde die in dem angeführten Satze vertretene Auffassung in früherer Zeit nicht anerkannt; man kümmerte sich nicht um die Bedingungen, unter denen die einzelnen Glieder einer Pflanze entstanden, sondern suchte fast ausschließlich durch vergleichende Betrachtungsweise der fertigen, bei den verschiedenen Pflanzengruppen mannigfach gestalteten Organe diese auf gemeinsame Grundformen zurückzuführen. Daß die Morphologie bei diesen zum großen Teil glücklich durchgeführten Versuchen der Systematik wichtige Dienste leistete und eine Stütze der Descendenztheorie wurde, liegt auf der Hand, aber die Erfolge, welche bei dieser Richtung schließlich erreicht wurden, entsprachen nicht den Erwartungen, denn die Feststellung der Verwandtschaftsverhältnisse im Bereiche der höher organisierten Pflanzen gelang nur in der unvollkommensten Weise.

Um diesem Endziel näher zu kommen, geht die moderne Morphologie von einem andern Standpunkt aus. Unter der Annahme, daß die Folge der Erscheinungen, welche uns in der ontogenetischen Entwicklung der Lebewesen entgegentreten, dem Aufeinanderfolgen ihres Auftretens in der phylogenetischen Entwicklung entspricht, kann man zuweilen aus dem Vergleich der Entwicklung von verschiedenen Pflanzen Schlüsse auf ihre Stellung zu einander ziehen. Ferner gewinnen wir aus dem Studium der Entwicklung einer Pflanze eine genauere Übersicht über die Stellung der einzelnen Teile und Organe zu einander, als es bei Betrachtung der fertigen Pflanze der Fall ist, und eine solche ist die Vorbedingung zur Erklärung und Deutung mancher Pflanzenteile und damit zur richtigen Auffassung der ganzen Pflanze überhaupt. Weiterhin bietet sich auch vielleicht die Möglichkeit, aus einer vergleichenden Betrachtungsweise der ungleichen Entwicklungen ähnlich gebauter Pflanzen eine Vorstellung über die Bedingung dieser Verschiedenheit der Entwicklung zu gewinnen und hieraus weiter auf die Bedingungen der Formgestaltung zu folgern. Zu diesem Zweck ist es vor allem notwendig, die Entwicklungsgeschichte der Pflanzen, welche sich so als ein wichtiger Zweig der Morphologie darstellt, näher zu erforschen und mit größter Genauigkeit zu verfolgen.

Diesen allgemeinen Entwicklungsgang in der Art morphologischer Betrachtungsweise finden wir auch in der Reihe der Untersuchungen, welche über den Blütenstand der Gattung *Euphorbia* L. angestellt worden sind. Die älteren Autoren gaben fast ausschließlich Beschreibungen des fertigen Cyathiums, stellten dann Vergleiche mit ähnlichen Blütenständen an und suchten so jene Frage zu lösen, welche seit Linné's Zeiten schon die Botaniker beschäftigte und bald nach dieser, bald nach jener Richtung beantwortet wurde, ob wir nämlich in dem Cyathium, diesem blütenähnlichen Gebilde, eine wirkliche Zwitterblüte oder einen Stand eingeschlechtiger Blüten zu sehen haben. In der Mitte des vorigen Jahrhunderts wurde dann von Payer zuerst das Problem mit Hilfe der Entwicklungsgeschichte zu lösen versucht, und ihm schlossen sich die anderen Autoren an, welche zur Lösung der Frage einen Beitrag geliefert haben. Besonders Baillon, Budde, Warming, Hieronymus, Pedersen und Schumann waren es, welche die Entwicklung des Cyathiums genauer verfolgten, dabei aber zu den verschiedensten Ergebnissen und daher auch zu verschiedenen Auffassungen kamen. Man kann fast sagen, daß von jedem Forscher, der sich mit der Frage beschäftigt hat, auch eine neue Theorie über die Auffassung des einen oder anderen Teiles des Cyathiums aufgestellt worden ist. Für mich entstand daher die Aufgabe, die bisherigen Beobachtungen der verschiedenen Forscher aufs genaueste mit Hilfe einer exakten Untersuchungsmethode nachzuprüfen und zu vervollständigen, um dann über die Berechtigung der verschiedenen Ansichten zu entscheiden. Aus der Tatsache, daß die bisherigen Bearbeiter der Frage zu durchaus verschiedenen Resultaten gekommen sind, zog ich den Schluß, daß die Entwicklung der Blütenstände bei den einzelnen Arten der Gattung *Euphorbia* nicht übereinstimmt — bisher hatte man so sicher geglaubt, das Gegenteil annehmen zu können, daß einzelne Forscher es nicht einmal für nötig hielten, die von ihnen untersuchten Arten näher zu bezeichnen. Um die Berechtigung meiner Schlußfolgerung nachweisen zu können, habe ich Arten aus verschiedenen Untergattungen zur entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung gewählt, und auf diese Weise ist es mir denn auch gelungen, den scheinbaren Widerspruch in den Beobachtungen hervorragender Botaniker zum Teil wenigstens zu lösen; allerdings muß ich auch recht viele mitgeteilte Beobachtungen als unrichtig zurückweisen.

Die Arbeit wurde im Frühjahr 1905 im botanischen Institut der Universität Göttingen begonnen, nachdem ich mich im vorhergehenden Winter bereits mit dem Studium der Samenanlagen einiger Euphorbien beschäftigt hatte. Von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. Peter, bin ich auf die Untersuchung der Euphorbiaceen hingewiesen worden. Im Verlauf der Arbeit habe ich von ihm wertvolle Ratschläge erhalten und reiche Anregung erfahren, auch bin ich durch ihn bei der Beschaffung des nötigen Materials in weitgehender Weise unterstützt worden. Ich erfülle eine angenehme Pflicht, wenn ich ihm an dieser Stelle für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, sowie für die mir zuteil gewordene Förderung überhaupt meinen größten Dank ausspreche.

Literaturverzeichnis.

Baillon, M. H., Étude générale du groupe des Euphorbiacées. Paris 1858.

—, Histoire des plantes. Paris 1873.

Boissier, *Euphorbiaceae*. In De Candolle. Prodromus XV. Paris 1862. 66.

Braun, Alex., Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältnis zur Spezies. (Abh. d. Kgl. Ak. d. Wsch. z. Berlin. 1853. pag. 81.)

Brown, Rob., General remarks on the botany of Terra Australis in Flinder's Voyage to Terra Austr. Vol. II. London 1814.

—, Observations on the natural family of plants called *Compositae*. Transact. of Linnean Soc. London. 1818.

Budde, W., De *Euphorbiae Helioscopiae* L. floris evolutione. Diss. Bonn 1864.

Celakovsky, Noch ein Versuch zur Deutung der *Euphorbia*-Blüte. (Flora. 1872.)

Eichler, A. W., Blütendiagramme. Leipzig 1878.

Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. III. 4. u. 5.

Ernst, A., Ein weiterer Beitrag zur Bildung der *Euphorbia*-Blüte. (Flora 1872.)

Goebel, K., Die Grundprobleme der heutigen Pflanzenmorphologie. Vortrag, geh. in St. Louis. Biol. Zentralbl. 25. 1905. (Einleitung).

Hegelmaier, F., Zur Kenntnis der Polyembryonie bei *Euphorbia dulcis*. (Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Berlin 1901 (vorläuf. Mitteilung) und 1903.)

Hieronymus, G., Einige Bemerkungen über die Blüte von *Euphorbia* und zur Deutung sog. axiler Antheren. (Bot. Ztg. 1872.)

Jussieu, A. L. de, Genera plantarum. Paris 1789.

Jussieu, Adr. de, Considérations sur la famille des Euphorbiacées. (Mém. du Mus. d'Hist. nat. Paris. 1823.)

—, De *Euphorbiacearum* generibus. Paris 1824.

Klotzsch, Linné's natürl. Pflanzenfamilie *Tricoccae*. (Abh. d. Kgl. Ak. d. W. zu Berlin. 1859.)

Kunth, C. S., Nova genera et species plantarum. Paris 1817.

Lamarck, Encyclopédie méthodique. II. Paris 1786.

Linné, Systema vegetabilium. Göttingen 1797.

Müller, J., Bestätigung der R. Brown'schen Ansicht über das Cyathium der Euphorbiaceen. (Flora. 1872.)

—, *Euphorbiaceae* in Martius, Flora Brasiliensis.

Payer, Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.

Pedersen, R., Koppens Udvikling hos Vortemaelken. (Botan. Tidskrift. 1873/74.)

Reichenbach, Flora Germanica excursoria. Leipzig 1830/2.

Röper, Joh., Enumeratio *Euphorbiarum*. Göttingen 1824.

—, Vorgefaßte botan. Meinungen. Rostock 1860.

Schleiden, Grundzüge der wissensch. Botanik. Leipzig 1846.

Schmitz, Fr., Zur Deutung der Euphorbienblüte. (Flora. 1871.)

Schumann, K., Untersuchungen über den Blütenanschluß. Leipzig 1890.

Schumann, Morph. Studien. II. Leipzig 1899.
Strasburger, E., Coniferen und Gnetaceen. Jena 1872.
Visiani, Rob. de, Flora Dalmatica. Leipzig 1842.
Warming, Eug., Über die Entwicklung der Blütenstände von *Euphorbia*, (Flora. 1870.)
—, Er Koppen hos Vortemaelken (*Euphorbia* L.) en Blomst eller en Blomsterstand? Diss. Kjobenhavn 1871, u. das franz. Résumé in Adansonia. X. 1871/73.
—, Über Pollenbildende Phyllome und Kaulome. (Hanst. bot. Abh. 2. 1875.)
—, Forgreningsforhold hos Fanerogamerne. (Videnskabernes Selsk. Skrift. X. 1875.)
—, Recherches et remarques sur les Cycadées. (Danske Videnskab Selsk. Forhandlinger. 1877.)
Weber, C. O., Beiträge zur Kenntnis der pflanzl. Mißbildungen. (Verh. d. naturhist. Ver. der Preuß. Rheinl. und Westph. XVII. 1860.)
Wydler, H., Über dichotome Verzweigung der Blütenachsen dikotyledonischer Gewächse. (Linnaea. XVII. 1843.)
—, Morphologische Beiträge. (Flora. 1845.)
—, Zur Morphologie, hauptsächlich der dichot. Blütenstände. (Pringsheims Jahrbücher. XI. 1877.)

Allgemeine Vorbemerkungen.

Technik.

Da es galt, die von den bisherigen Bearbeitern als sehr schwierig hingestellten Untersuchungen über die Entwicklung des Cyathiums aufs allergenaueste zu verfolgen, wählte ich die Schnittmethode. Blütenstände jeglichen Alters wurden in Alkohol fixiert und gehärtet, dann in Xylol übergeführt und in Paraffin eingeschlossen. Die Schnitte wurden mit einem Mikrotom in einer Dicke von 10—30 μ meist in der Querrichtung ausgeführt, seltener wurden Längsschnitte angefertigt. Vorzüglich bewährte sich die von Sidney Smith[1]) angegebene Färbungsmethode der Schnitte, bevor das Paraffin aus denselben entfernt ist; durch sie wird das lästige Überführen der Objektträger vom Xylol in die wässerige Farbstofflösung beseitigt und ein Fortschwimmen der Schnitte ausgeschlossen, auch wenn dieselben nicht aufgeklebt sind. Die meist mit Böhmer'scher Hämatoxylinlösung ausgeführte Färbung ergab dann ebenso gute Resultate, wie bei der gewöhnlichen bisher meist üblichen Methode. Auf diese Weise wurden im ganzen etwa 5—600 Cyathien geschnitten und untersucht. In besonders schwierigen Fällen wurden zur besseren Orientierung Plattenmodelle mit Hilfe der Zeichnungen der Schnittserien hergestellt (vgl. Fig. II, S. 30).

Die Abbildungen wurden in der Weise angefertigt, daß die in Betracht kommenden Schnitte mit Hilfe eines Zeichenapparates genau übereinander gezeichnet wurden. Durch dies Verfahren ergab sich sofort die Architektonik der jungen Anlagen, denn je näher die Konturen eines und desselben Höckers zweier aufeinander

---

1) Journal of Anat. a. Physiol. Vol. 34. 1900. pag. 151.

folgenden Schnitte bei einander lagen, desto steiler stieg derselbe an, und so konnte leicht durch wechselnde Schattiernng, deren Stärke aus der Zeichnung direkt folgte, die Form der einzelnen Primordien wiedergegeben werden. Zu berücksichtigen ist dabei nur, daß die Schnitte durch den Druck des Messers beim Schneiden vielleicht etwas deformiert worden sind, wenn ich auch, um diesen Fehler zu vermeiden, von vornherein möglichst hartes Paraffin benutzte und die Schnitte sofort nach dem Schneiden frei auf dem Wasser schwimmend erwärmte.

Die Photographien wurden im Kgl. botanischen Institut der Universität Göttingen von mir angefertigt.

Nomenklatur.

Das Cyathium der Gattung *Euphorbia* setzt sich in folgender Weise zusammen. Zu äußerst stehen 5 meist in einer sehr stark verkürzten Spirale (nach einigen Forschern in einem Quirl) angeordnete Blätter („Involukralblätter“), welche zu einer gemeinsamen Hülle („Involukrum“) verwachsen sind. An den Verwachsungsstellen trägt diese bei den einzelnen Arten verschieden gestaltete Drüsen („Nektarien“). In der Achsel eines jeden Involukralblattes steht eine Gruppe von „männlichen Blüten“ von allereinfachstem Bau, zwischen diesen Gruppen — also vor den Verwachsungsstellen und Nektarien — befinden sich in der Regel 2 schuppenartige Gebilde, die im folgenden — wie in der Literatur bisher üblich — kurz als „Schuppen“ bezeichnet sind. Die männlichen Blüten stehen innerhalb jeder Gruppe in einer Zickzackreihe, scheinbar in einer Wickel. Die oberste, der Cyathiumachse zunächst stehende („primäre männliche Blüte“) wird zuerst angelegt und zwar genau vor dem zugehörigen Involukralblatt, in absteigender Reihe folgen dann noch 1—11 weitere männliche Blüten, sodaß die dem Involukralblatt zunächst stehenden stets die jüngsten sind. Eine „weibliche Blüte“ nimmt schließlich die Mitte des Cyathiums ein und schließt so die Achse des ganzen Gebildes ab. (Vgl. die Querschnitte Fig. 16 und Vb pag. 39.)

Spezieller Teil.

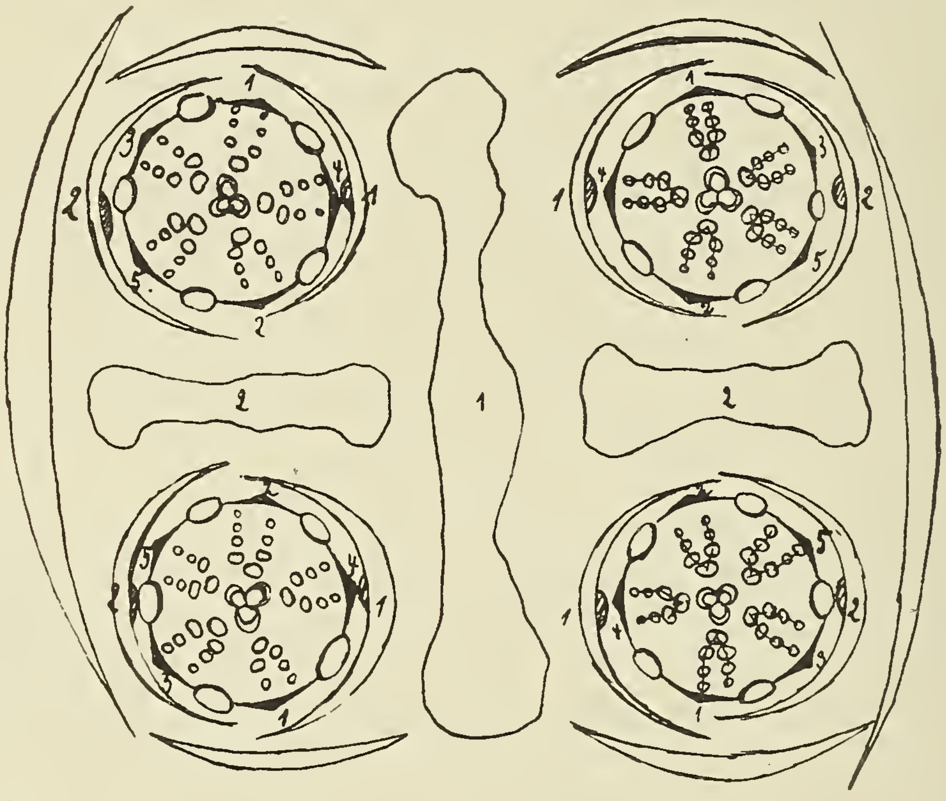
Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Cyathien verschiedener Arten der Gattung *Euphorbia* L. und über den Blütenstand von *Diplocyathium* n. g.

I. Euphorbia L.

1. **Euphorbia splendens** Boj. (Untergattung *Euphorbium* Benth.).

An dem fleischigen, reich verzweigten Stamm dieser im östlichen Afrika und in Indien vorkommenden Art stehen die Laubblätter, welche an ihrer Basis Stipulardornen tragen, in $^2/_5$ Divergenz. In der Achsel der am höchsten stehenden befinden sich Dichasien von Cyathien, die sich — abweichend von den anderen untersuchten

Arten — in der Weise entwickeln, daß das endständige Cyathium der Achse 1. Ordnung und meist auch noch das der Achse 2. Ordnung auf frühem Stadium stehen bleibt, und daß nur Cyathien dritten Grades zur vollen Ausbildung gelangen, denn die in den Vorblättern dieser ausgebildeten Cyathien entstehenden Achselsprosse entwickeln sich ebenfalls nicht vollständig. Zunächst werden jedoch die Cyathien der Achsen 1. und 2. Ordnung regelmäßig angelegt, solange die Cyathien nächsthöherer Ordnung noch in ihrer ersten Anlage als winzige Höcker innerhalb der sie bedeckenden Vorblätter bestehen. In dem Maße aber, wie diese seitlichen Cyathien sich weiter ausbilden, hört das Wachstum in den mittleren auf. Allmählich treten Faltenbildungen in ihren Involukralblättern und männlichen Blüten auf, sodaß sie schließlich als deformierte Massen, deren einzelne Teile häufig nicht mehr zu definieren sind, zwischen den sich nun frei entwickelnden Cyathien 3. Ordnung liegen (Fig I. S. 26). Diese machen dann den regelmäßigen Entwicklungsgang durch und wurden daher vornehmlich zum Studium der Entwicklung benutzt.



Figur I.

Diagramm eines Dichasialzweiges von *Euphorbia splendens* Boj.

Zwischen den ausgebildeten Cyathien der Achsen dritter Ordnung liegen die Überreste der Cyathien 1. und 2. Ordnung, welche nicht zur vollen Entwicklung gekommen sind.

Die Vorblätter der Cyathien 3. Ordnung von *Euphorbia splendens* entstehen nicht gleichzeitig und in gleicher Höhe an der Achse, sondern sie entwickeln sich nacheinander, und zwar wird dasjenige, welches sich an der Seite der Achse niederer Ordnung befindet, zuerst und tiefer an der Achse sichtbar (Fig. I). Nach Anlage dieser Vorblätter tritt zunächst genau zwischen beiden an der dem Stützblatt des Cyathiums zugewandten Seite eine Ausbuchtung am Primordialkegel auf (Taf. II, Fig. 1), der bald eine ebensolche auf der entgegengesetzten Innenseite in etwas größerer Höhe folgt. Da die beiden Vorblätter zu dieser Zeit noch nicht die Größe erreicht haben, daß sie die ganze Anlage umschließen, kommen die beiden Höcker an den von ihnen nicht bedeckten Stellen des Primordiums zu liegen. Das erste Vorblatt vergrößert sich aber bald, zunächst etwas stärker auf der Außenseite, sodaß der 1. Höcker sich scheinbar nach dem Rande desselben hin verschiebt, dann stärker auf der Achsenseite, und beide Höcker liegen nun vor den Rändern des 1. Vorblattes. Während dies geschieht, wölbt sich schon auf der Stützblattseite neben dem ersten ein dritter Höcker vor, welcher vor dem zweiten Vorblatt zu liegen kommt. Diese Entstehungsfolge wird stets beibehalten und nach ihr ist die Richtung der Anlagefolge im ganzen Dichasium geregelt.

Der erste Höcker entsteht immer auf der dem Stützblatt zugekehrten Seite, die Spirale der übrigen Höcker ist von diesem ersten nach dem ersten Vorblatt zu gerichtet, und dieses befindet sich auf der der Achse nächst tieferer Ordnung zugewandten Seite. In den Cyathien gleicher Ordnung ist also die Richtung antidrom. Zum Schluß entstehen dann der 4. und 5. Höcker in fast gleichem Abstande vom 2. vor dem 1. und 2. Vorblatt zeitlich kurz nacheinander (Taf. II, Fig. 2).

Diese 5 primären Ausbuchtungen am Primordium sind nicht, wie man annehmen könnte, die Anlagen der Involukralblätter, sondern sie entwickeln sich zu den primären männlichen Blüten einer jeden Gruppe; die Blätter des Involukrums werden erst nach ihnen sichtbar. Sobald nämlich die primären männlichen Blüten angelegt sind, tritt auf der Achsenseite verstärktes Wachstum ein, sodaß nach kurzer Zeit der 2., 4. und 5. Höcker die beiden äußeren, den 1. und 3., an Größe bei weitem übertreffen. Dieses gesteigerte Wachstum mag mit dem schnelleren Entwicklungsgang auf der Innenseite in Zusammenhang stehen, denn es bildet sich hier, und zwar zuerst am Grunde des 2., gleich darauf auch am Grunde des 4. und 5. Höckers eine Ausbuchtung, welche den zuerst entstandenen Höcker, der die Form einer Kugelhaube hat, als ringförmige Wulst umgibt (Taf. II, Fig. 3). Die ganze Entstehungsweise deutet darauf hin, daß wir es hier mit einem Sproß und dem zugehörigen Stützblatt zu tun haben. Die Tatsache, daß das Blatt später sichtbar wird als der Sproß, spricht nicht gegen diese Auffassung, ist sie doch auch in der floralen Region anderer Pflanzen beobachtet worden. Nach kurzer Zeit entstehen auch am Grunde der anderen Sprosse die zugehörigen Stützblätter, und nun wachsen alle 5 als geschlossene Hülle um die Anlagen der primären männlichen Blüten empor.

Sind alle diese Organe angelegt, so nimmt der ganze Komplex rasch an Größe und besonders an Umfang zu. Auch die primären männlichen Blütenanlagen verbreitern sich, sodaß ein Zwischenraum zwischen ihnen, wo ein solcher nicht schon vorhanden ist, nicht gebildet wird. Durch dieses Wachstum wird die Entstehung der 2. männlichen Blüten eingeleitet. Diese entwickeln sich in jeder Gruppe desselben Cyathiums scheinbar gleichzeitig aus dem Gewebe der primären männlichen Blüten in der Weise, daß die eine Seite des verbreiterten Höckers, der diese darstellt, im Höhenwachstum zurückbleibt, sich dagegen nach der Seite hin ausdehnt und sich so allmählich vom 1. Höcker abspaltet (Taf. II, Fig. 4). Dieser 2. Höcker liegt bei allen 5 Sprossen im Cyathium stets an derselben Seite des 1., sodaß die Verzweigung innerhalb des Cyathiums homodrom ist. Bei 2 Cyathien gleicher Ordnung ist dieselbe jedoch antidrom. In der Folge löst der 2. Höcker sich in seinem oberen Teil vom 1. los und wird hier selbständig, bleibt aber am Grunde auch weiterhin mit dem 1. verbunden.

Nachdem sich dann der noch bestehende Größenunterschied zwischen den Doppelhöckern der Innen- und Außenseite (Fig. 4) vollständig ausgeglichen hat, werden die Gebilde angelegt, welche als „Schuppen" bezeichnet worden sind. Dies geschieht in der Weise, daß sich von den beiden Höckern, welche die 1. und 2. männliche Blüte bilden, nach der Seite hin je eine neue Wulst abgliedert (Taf. II, Fig. 5, s). Auf diese Weise werden zwischen jeder Gruppe von männlichen Blüten 2 nebeneinanderstehende Schuppen gebildet, die im Querschnitt die Gestalt eines gestreckten Rechtecks besitzen. Ihre Entstehung aus dem Gewebe der männlichen Blüten ist deutlich zu verfolgen, muß aber schnell von statten gehen, da sie nur an wenigen von den vielen in diesem Entwicklungsstadium untersuchten Cyathien zu beobachten war. Die Schuppen verwachsen dann mit der an diesen Stellen verdickten Hülle oder sie wachsen vielmehr gemeinsam mit dieser empor, sodaß es in späteren Stadien nicht mehr festzustellen ist, wie weit die Schuppen von Abzweigungen der männlichen Blüten gebildet sind und wie weit vom Involukrum aus. In ihrer weiteren Entwicklung erfahren sie dann eine mannigfache Verzweigung; es erheben sich Längsleisten auf ihnen, welche sich zwischen die männlichen Blüten schieben, während faserartige Zweige den Raum des Cyathiums über den männlichen Blüten ausfüllen und so ein vorzeitiges Emporwachsen dieser verhindern, ehe die weibliche Blüte mit fremdem Pollen bestäubt ist.

Bevor jedoch die Schuppen sich in dieser Weise ausbilden, zweigt sich von der primären männlichen Blüte, welche jetzt schon anfängt, eine Anthere an ihrem oberen Ende auszugliedern, in derselben Weise wie es bei der 2. geschah -- nur auf der andern Seite — eine 3. ab; dieselbe liegt etwas mehr nach dem Involukralblatt zu, gleicht jedoch sonst in ihrer Entstehung und Form ganz der 2. männlichen Blüte. Die primäre männliche Blütenanlage hat sich also dichasisch verzweigt und dadurch einer 2. und 3. Blüte mit ihren Deckblättern, den Schuppen, den Ursprung gegeben. Nicht so deutlich ist die Entstehung der folgenden männlichen Blüten innerhalb jeder Gruppe zu verfolgen. Mit Sicherheit ist bei *Euphorbia splendens* nur festzustellen, daß die 4. am Grunde der 2., die 5. am Grunde der 3., die 6. am Grunde der 4. u. s. f. entsteht (Taf. II, Fig. 6), und daß die Blüten, an denen sich neue Anlagen bilden, wenigstens einen Teil des Gewebes für dieselben liefern. Die jungen Blüten sind zunächst schräg nach außen gerichtet und wenden sich erst später steil nach oben.

Von ihrer weiteren Entwicklung wäre noch die Entstehung der Gliederung bemerkenswert. Da jedoch die Entstehung dieses Gebildes bei allen untersuchten Arten im wesentlichen übereinstimmt, wird dieselbe bei einem günstigeren Objekt, nämlich bei *Euphorbia palustris* L. genauer beschrieben werden. Hier sei nur erwähnt, daß die Gliederung erst sehr spät auftritt, lange nachdem ein-Anthere angelegt ist und sich in dem Antherenträger ein Gefäßbündel gebildet hat.

Die weibliche Blüte beginnt sich zu differenzieren, wenn die 2. männliche Blüte sich von der 1. abzweigt (Fig. 4), also die in der Achsel der Involukralblätter stehenden Sprosse sich zu verzweigen beginnen. Die 3 Fruchtblätter werden in gleicher Höhe und zu gleicher Zeit angelegt, und zwar eins nach der dem Stützblatt zugekehrten Seite, die beiden anderen im Winkel von 120° zu dieser Richtung, sodaß das eine Karpell sich genau vor der 3., das andere zwischen der 1. und 4. primären männlichen Blüte befindet. Die bei manchen Arten stark entwickelte Ringwulst am Grunde des Fruchtknotens tritt bei *Euphorbia splendens* nur als eine schwache Auftreibung des Stieles der weiblichen Blüte hervor.

2. **Euphorbia meloformis** Ait. (Untergattung *Euphorbium* Benth.).

Diese Art besitzt nur ein beschränktes Verbreitungsgebiet in den Wüsten Südafrikas. Aus dem kugeligen, succulenten Stamm erheben sich in der Achsel der reduzierten Blätter einfache Dichasien von Cyathien. Das endständige Cyathium dieser Seitenäste kommt zuerst zur vollen Ausbildung, die seitenständigen, an denen die folgenden Beobachtungen gemacht wurden, entwickeln sich nicht immer bis zur Reife, während die jungen Anlagen in den Achseln der Vorblätter dieser Cyathien 2. Ordnung stets auf niedriger Entwicklungsstufe stehen bleiben.

Die Entwicklung der Cyathien ist bei dieser Art sehr eigentümlich. Während bei den anderen untersuchten Arten die primären männlichen Blüten eines Cyathiums vor den zugehörigen Involukralblättern sichtbar werden, treten bei *Euphorbia meloformis* zunächst die Involukralblätter als relativ große und breite Höcker auf. Das 1. Involukralblatt liegt hier auf der der Achse niederer Ordnung zugekehrten Seite (Fig. 7), etwas vor dem Rande des einen der beiden Vorblätter, welche bei dieser Art in gleicher Höhe angelegt zu werden scheinen. Nachdem der Achselsproß desselben sich gebildet hat (Fig. 8), entwickelt sich das 2. Involukralblatt mit seinem Sproß in derselben Weise auf der dem Stützblatt des Cyathiums zugewandten Seite, dann folgt in quincuncialer Reihenfolge das 3., 4. und 5. Blatt mit den entsprechenden Achselsprossen (Fig. 9). Die 5 Hüllblätter schließen sich bald nach ihrer Anlage durch gemeinsames Emporwachsen zu einer Hülle zusammen.

Die primären Staubblatthöcker beginnen stark in die Breite zu wachsen (Fig. 10) und schnüren auf der einen Seite (Fig. 11) eine 2. männliche Blüte mit ihrem Deckblättchen, auf der anderen zunächst nur eine Schuppe ab, in deren Achsel — etwas nach außen verdrängt — sich aber alsbald eine 3. männliche Blüte von der 1. abgliedert. Diese Verzweigung der primären Blüte ist bei *Euphorbia meloformis* besonders deutlich als eine dichasische zu erkennen. Die 2. männliche Blüte bildet den ersten, tiefer an der Abstammungsachse inserierten Seitenzweig, der noch die ihm zukommende Lage inne hat, und dessen Stützblatt deutlich ausgebildet ist, während die 3. männliche Blüte, der 2. höher an der Achse stehende Seitenzweig, aus der Achsel seines reduzierten Deckblättchens etwas nach außen verschoben ist. Der Grund hierfür ist aus Figur 11 sofort zu erkennen. Man sieht, daß nach Anlage der 2. männlichen Blüte und deren Stützblattes alle männlichen Blüten in einem Kranz von quergespaltenen Höckern die weibliche Blüte umgeben, und zwar berühren die Höcker sich gegenseitig, sodaß zwischen ihnen für die Entstehung weiterer Organe kein Platz vorhanden ist. Daher wird die 3. männliche Blüte etwas mehr an der Außenseite angelegt und steht der 2. nicht genau gegenüber. Doch auch diese wird im Laufe der weiteren Entwicklung nach außen gedrängt, denn schon für die Anthere, welche sehr frühzeitig entsteht, ist an der Seite kein Platz vorhanden. Ihr Stützblatt spaltet sich häufig schon auf ganz jungem Stadium in 2 Zipfel, welche dann die Anthere umschließen. Die 4. und 5. männliche Blüte entsteht durch seitliche Sprossung aus der 2. bezw. 3. männlichen Blüte, und zwar ist es bei dieser Art deutlich zu verfolgen, daß das Gewebe der neuen Anlagen allein von den älteren Blüten geliefert wird. Auch noch am Grunde der 4. und 5. männlichen Blüte ist ein Blättchen zu erkennen, das sich seitlich aus dem Gewebe des zugehörigen Sproßes abgliedert; allerdings stehen diese Stützblätter den entsprechenden Gebilden am Grunde der 2. und 3. männlichen Blüte an Größe bedeutend nach, denn diese wachsen bald mit dem Involukrum, das sich inzwischen an den Stellen zwischen den Gruppen von männlichen Blüten verdickt

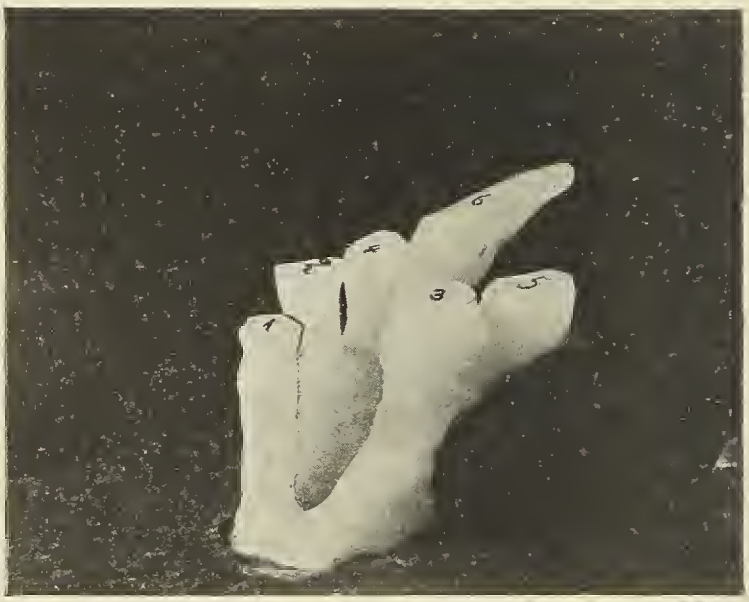


Fig. II.

Verlauf der Gefässbündel am Grunde einer Gruppe von männlichen Blüten von *Euph. meloformis* Ait. Die Zahlen geben die Stellung der Blüten an. (Photographie eines Plattenmodells).

hat, zusammen empor, erreichen so eine ansehnliche Höhe und gehen an ihren oberen Enden eine reiche Zerfaserung ein.

Diese Verzweigungsart der männlichen Blütenstände ist auch sehr gut am Gefäßbündelverlauf zu verfolgen. Aus dem Modell, welches ich mit Hilfe der Schnitte konstruierte, und das nebenstehend abgebildet ist, sehen wir die Verzweigungsart, wie sie oben beschrieben worden ist, vollständig bestätigt. Primäre, 2. und 3. männliche Blüte bilden ein Dichasium, 2., 4., 6. . . . und 3., 5., 7. . . . männliche Blüte bilden je eine Wickel oder Schraubel, sodaß wir in jeder Gruppe eine Doppelwickel oder Doppelschraubel zu sehen haben. Ob es sich hier um eine Wickel oder Schraubel handelt, ist aus der Verzweigung nicht mehr zu erkennen. Aus Gründen, welche ich im allgemeinen Teil besprechen werde, möchte ich eher eine Doppelwickel annehmen. Von einer einfachen Wickel, wie sie die früheren Autoren zum Teil annahmen, kann jedenfalls nicht die Rede sein.

Von der Entstehung der weiblichen Blüte ist noch hervorzuheben, daß die Karpelle sich sehr frühzeitig entwickeln; die ersten Anlagen sind schon zu erkennen, wenn alle 5 Involukralblätter mit ihren Sprossen soeben angelegt sind. Die Gliederungen an den Antherenträgern entstehen wie sonst sehr spät. Nachdem dieselben ausgebildet sind, entwickeln sich an dem Teil unterhalb der Gliederung einfache Haare in reichlicher Menge, während der obere Teil kahl bleibt.

3. **Euphorbia globosa** Sims (Untergattung *Euphorbium* Benth.).

Die Cyathien stehen bei der in Südafrika verbreiteten *Euphorbia globosa* in einfachen Dichasien, meist kommt — bei dem kultivierten Exemplar wenigstens — nur das der Achse 1. Ordnung zur vollen Ausbildung. An den Seitensprossen dieser Achse legen sich zunächst noch 2 Paare von Vorblättern an (Fig. 12), bevor an der Spitze ein Cyathium entsteht. An diesem wurden die folgenden Beobachtungen gemacht.

Die Achse des Cyathiums ist so stark gestaucht, daß die 5 primären Höcker fast in gleicher Höhe und scheinbar gleichzeitig angelegt werden (Fig. 12). An der der Achse niederer Ordnung zugewandten Seite stehen 2 Höcker dicht nebeneinander, während die anderen 3 fast genau vor der Mitte der beiden Vorblätter resp. zwischen beiden liegen. Alsdann hebt sich allseitig um diese 5 Sproße die Hülle und beginnt bald nach ihrer Entstehung an den Verwachsungsstellen ihrer Blätter Verdickungen auszubilden (Fig. 13, 14). Die Verzweigung der primären männlichen Blüten geschieht in ähnlicher Weise wie bei *Euphorbia splendens,* indem der primäre Sproß erst nach der Seite hin eine 2. männliche Blüte, dann nach der andern Seite hin etwas nach außen zu eine 3. abgliedert.

Bevor jedoch diese angelegt wird, hat sich schon an der Seite, an der sie entsteht, ein winziges Schüppchen von der 1. männlichen Blüte abgezweigt, während gleichzeitig auch seitlich an der 2. ein ähnliches Gebilde auftritt (Fig. 14). Diese Stützblätter sind bei *Euphorbia globosa* sehr rudimentär, denn sie verbinden sich bei dieser Art nicht mit dem Involukrum, sondern bleiben, nur gering ausgebildet, als winzige Erhebungen zwischen den männlichen Blüten am Grunde des Cyathiums zurück. Da aber das Involukrum an den Stellen zwischen den Gruppen der männlichen Blüten in seinem unteren Teile verdickt ist, sind diese Gruppen dennoch durch eine innen niedrige, nach außen zu höher werdende Scheidewand getrennt, die aber hier allein von der Hülle aus ohne Hinzunahme der Schuppen gebildet wird.

Von der weiteren Entwicklung ist nichts Abweichendes hervorzuheben, auch die Gliederung an den männlichen Blüten wird durchaus in derselben Weise angelegt wie bei den anderen Arten.

4. **Euphorbia hypericifolia** L. (Untergattung *Anisophyllum* Haw.).

Die Cyathien dieser amerikanischen Art stehen in gedrängten Dichasien, deren Achsen stark verkürzt sind. Die Vorblätter treten nach einander auf, das 1. steht bei den Cyathien 3. und 4. Ordnung, an denen die Beobachtungen ausgeführt wurden, auf der der Achse niederer Ordnung zugekehrten Seite tiefer an der Achse. Jedes Vorblatt besitzt noch 2 kleine Nebenblätter, die meist mit dem Vorblatt selbst und mit den Nebenblättern des entsprechenden gegenüberstehenden Vorblattes verwachsen sind.

Die Spirale der primären Blüten, welche auch hier früher als die Involukralblätter entstehen, ist vornumläufig. Der 1. Höcker wird auf der Achsenseite angelegt vor dem Rande des 1. Vorblattes, der 2. Höcker liegt genau zwischen beiden Vorblättern an der Stützblattseite, der 3. vor dem inneren Rande des 2. und der 4. und 5. ungefähr in Mitte je eines Vorblattes. Die Involukralblätter treten zuerst auf der der Achse niederer Ordnung zugekehrten Seite auf vor dem 1. und 3. Höcker, bald darauf auch an der 2., 4. und 5. primären männlichen Blüte; sie erheben sich geschlossen um ihre Achselsprosse, welche sich alsbald in der charakteristischen Art verzweigen. Im ganzen werden innerhalb jeder Gruppe 3—5 männliche Blüten gebildet. Das Involukrum beginnt entsprechend seiner Größenzunahme zwischen den Gruppen von männlichen Blüten sich zu verdicken. Dies geschieht in der Weise, daß die hier befindlichen Stellen des Cyathiumbodens mit der Hülle verbunden emporwachsen, und zwar nach der Achse hin in immer geringerem Maße, sodaß jede Gruppe von männlichen Blüten durch eine schräge Scheidewand von der benachbarten getrennt erscheint. Eine Entstehung von Blättchen am Grunde und aus dem Gewebe der männlichen Blüten konnte hier nicht festgestellt werden; die Schuppen bilden sich vielmehr allein vom Involukrum aus.

Die weitere Entwicklung ist regelmäßig. Die Antheren werden wie bei den anderen Arten frühzeitig angelegt, das Leitbündel in den Antherenträgern und ebenso die Gliederung an denselben erst auf spätem Stadium. Letztere entsteht in der bei *Euphorbia palustris* beschriebenen Weise.

5. **Euphorbia corollata** L. (Untergattung *Adenopetalum* Benth.).

Die Entwicklung des Cyathiums dieser in Nordamerika vorkommenden Art kann ich leider nur unvollständig wiedergeben, da an dem wenigen Material, das mir zur Verfügung stand[1]), die jüngsten Anlagen nicht beobachtet werden konnten. Wenn ich dennoch auf die Beschreibung dieser Art nicht ganz verzichte, so geschieht dies einmal, weil mir besondere Abweichungen in der Entstehung der Schuppen bei den Untersuchungen auffielen, und dann, weil *Euphorbia corollata* neben *jacquiniiflora* den einzigen für mich zu erlangenden Vertreter der Untergattung *Adenopetalum* bildete.

Aus den Untersuchungen der jüngsten erreichbaren Stadien ergaben sich — wie gesagt — keine sicheren Resultate über die Anlage der primären Sprosse; doch scheint es mir nicht ausgeschlossen, daß hier wiederum wie bei *Euphorbia splendens* der 1. Sproß auf der der Achse niederer Ordnung zugewandten Seite angelegt wird, die Spirale also hintumläufig ist. Sind alle 5 primären Höcker gebildet, so erhebt sich die Hülle simultan um dieselben. An den Verwachsungsstellen weist sie schon von Anfang an Verdickungen auf, die sich den primären Sprossen anschmiegen und so die Lücken zwischen diesen fast vollständig ausfüllen (Fig. 15). Das noch übrig bleibende geringe Stück zwischen dem Involukrum und der Achse wird alsbald von den Schuppen eingenommen. Die Anlagen der primären männlichen Blüten wachsen nämlich in die Breite und gliedern allmählich nach beiden Seiten hin schmale, schuppenartige Blättchen ab, die dann mit der Hülle zusammen aufwärts wachsen. Das, was wir im ausgebildeten Cyathium als Schuppe bezeichnen, wird bei dieser Art also zum größten Teil von den Involukralblättern gebildet, nur der am weitesten nach innen gelegene Teil — in Fig. 16 etwa von der Spaltung ab — setzt sich aus Gebilden zusammen, die am Grunde der primären männlichen Blüten aus diesen entstanden sind.

Der zum Involukralblatt gehörende Sproß gliedert dann schnell hintereinander eine 2. und 3. männliche Blüte ab, während die Hülle in die Höhe wächst und über den männlichen Blüten die Nektarien mit ihren merkwürdig korollinisch gestalteten Anhängseln anlegt. Auf diesem Stadium beginnen auch die Fruchtblätter sich auszubilden. In der weiteren Entwicklung wachsen Involukrum, Schuppen und Stiel der weiblichen Blüte zusammen empor, sodaß es zu einer Bildung von Fächern kommt, in denen die Gruppen von männlichen Blüten stehen. Beim fertigen Cyathium ist noch in $^1/_3$ der Höhe des Bechers die Hülle durch die Schuppen mit der Achse verbunden; darüber erst werden die Schuppen und der Stiel der weiblichen Blüte frei und die Fächer öffnen sich.

---

[1]) 1 Exemplar aus dem Hamburger botan. Garten, welches ich dem Entgegenkommen des Herrn Prof. Dr. Zacharias verdanke.

6. **Euphorbia palustris** L. (Untergattung *Tithymalus* Scop).

An der reich mit Seitenzweigen versehenen Achse dieser in Europa heimischen Pflanze stehen die Laubblätter in einer nach oben zu enger werdenden Spirale von $^2/_5$ Divergenz. Die Cyathien stehen an den dichasisch verzweigten Seitenästen bezw. am Ende der Achse 1. Ordnung und kommen hier alle zur vollen Entwicklung, die höher stehenden früher als die unteren. Die Beobachtungen wurden meist an den Cyathien der Achsen 3. Ordnung ausgeführt.

Die Vorblätter werden hier nicht in gleicher Höhe angelegt, sondern das erste entsteht an der der Achse niederer Ordnung zugewandten Seite, das 2. liegt diesem gegenüber, ist höher inseriert und etwas schwächer entwickelt als jenes. Nach Anlage dieser Blätter entstehen 5 Höcker am Primordium in quincuncialer Reihenfolge zeitlich kurz nach einander. Der erste liegt (Fig. 17) vor dem Rande des 1. Vorblattes auf der der Achse 2. Ordnung zugewandten Seite, der 2. genau zwischen beiden Vorblättern auf der Stützblattseite, der 3. vor dem Rande des 2. Vorblattes auf der Innenseite, der 4. in der Mediane des 1. Vorblattes und der 5. zwischen dem 2. und 3. Höcker etwas mehr nach der Außenseite hin (Fig. 18). Die 1. und 2. dieser Anlagen befindet sich so tief an der Achse, daß sie fast in gleicher Höhe mit den Achselsprossen der Vorblätter stehen. Erst wenn alle 5 Sprosse angelegt sind, bilden sich die zugehörigen Stützblätter. Ich stimme Schumann, der die Entwicklung dieser Art in seinem „Blütenanschluß" näher beschrieben hat, vollständig zu, daß die Anlage dieser Involukralblätter bei *Euphorbia palustris* sehr schwer zu erkennen ist, denn unter den 80 Cyathien dieser Art, welche ich in Schnittserien zerlegte, fand sich nur ein einziges, aus dem Schlüsse auf die Entstehungsfolge der Involukralblätter zu ziehen waren. Bei diesem war unter dem 1., 2., 3. und 4. Sproß eine Blattanlage zu erkennen (Fig. 19), und zwar war dieselbe auf der Innenseite also vor dem 1. und 3. Sproß am stärksten ausgebildet, am 5. war dagegen eine solche noch nicht vorhanden. Ich muß also die Beobachtung Schumanns, daß bei der 5. und 4. primären männlichen Blüte zuerst Sproß und Stützblatt differenziert sind, ebenso entschieden verneinen, wie die Angabe desselben Forschers, daß die „Sepalen" zeitlich vor den zugehörigen Sprossen angelegt werden. — Ich möchte hier betonen, daß die Schnittmethode, die Schumann an anderer Stelle (Morph. Studien II) als unnötig und überflüssig bezeichnet, doch wohl nicht zu unterschätzende Vorzüge gegenüber den Untersuchungen der Objekte in toto bei Oberlicht besitzt — Vorzüge, die gerade bei entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen eine allgemeine Anwendung derselben wünschen lassen. —

Die primären Höcker wachsen nach Anlage der Involukralblätter schnell in die Breite und gliedern in derselben Weise wie bei *Euphorbia splendens,* doch etwas mehr nach außen zu, eine 2. Blüte ab, der bald eine 3. noch mehr nach außen folgt. Die Lage dieser beiden Blüten ist also etwas anders wie bei *Euphorbia splendens*, aber auch hier ist an Längsschnitten deutlich zu erkennen, daß sie zum allergrößten Teil aus dem Gewebe der primären männlichen Blüte gebildet werden, während der Boden des Cyathiums sich an ihrem Aufbau kaum beteiligt. Auch die Schuppen werden — was ihre Stellung und die Zeit ihrer Entstehung betrifft — in anderer Weise angelegt. Nachdem die Hülle sich allseitig um die Anlagen der männlichen Blüten gehoben hat, werden von diesen am Grunde der 1. und 2. und 1. und 3. die Schuppen abgegliedert (Fig. 20), die sich dann in der für diese Gebilde typischen Weise ausbilden, wie es bei *Euphorbia splendens* näher beschrieben wurde. Die weitere Entwicklung der männlichen Blüten vollzieht sich bei *Euphorbia palustris* in der für die untersuchten Arten allgemein giltigen Weise, und es soll daher hier insbesondere die Entstehung der Gliederung an den Antherenträgern näher beschrieben werden.

Nachdem in jeder Gruppe 8—10 männliche Blüten angelegt worden sind und die weibliche Blüte fast vollständig ausgebildet ist, sieht man ungefähr in $^2/_3$ der Höhe am Antherenträger der primären Blüte eine Verdickung auftreten und unterhalb derselben die Periblem- und Pleromzellen sich verkürzen, dadurch daß hier eine Anzahl von Querscheidewänden gebildet wird, ohne daß die Zellen in die Länge wachsen (Fig. 21). Das Ganze sieht der Ausbildung eines Folgemeristems sehr ähnlich, umsomehr, da diese Zellen auch fernerhin dünnwandig bleiben. Da dieselben sich später nur wenig vergrößern, während die Nachbarzellen oben und unten bedeutend an Volumen zunehmen, kommt hier allmälich eine Einschnürung am Antherenträger zustande, durch welche die gut ausgeprägten Zellreihen jedoch nicht unterbrochen werden (Fig. 22). Das Gefäßbündel nimmt an der ganzen Umwandlung scheinbar keinen Anteil. Die Veränderung entsteht, kurz bevor die männlichen Blüten aus dem Involukrum herauswachsen, und da sich nach der vollen Ausbildung sowohl der Teil unterhalb wie der oberhalb der Gliederung vergrößert hat, scheint es mir nicht ausgeschlossen, daß es sich hier wirklich um ein meristematisches Gewebe handelt, welches nach unten und oben sich rasch vergrößernde Zellen abgibt und so mit zu dem schnellen Wachstum der männlichen Blüten beiträgt. Ist die Anthere geplatzt und der Pollen verstäubt, so stirbt der Teil oberhalb der Gliederung ab und löst sich an dieser von dem unteren los; darauf schrumpft auch die Stelle um die Gliederung zusammen, ohne daß eine besondere Vernarbung an derselben wahrzunehmen wäre. An den anderen Blüten spielt sich der Vorgang in derselben Weise ab, doch wird die Gliederung an ihnen relativ früher angelegt wie an der primären männlichen Blüte.

Die Lage der 3 Karpelle der weiblichen Blüte ist hier dieselbe wie bei *Euphorbia splendens*: eins ist nach dem Stützblatt zu gerichtet, die beiden anderen schräg nach der Abstammungsachse hin, sodaß sich bei dieser selbst eine Lücke befindet (Fig. 20). Aus der weiteren Entwicklung ist die Eigentümlichkeit hervorzuheben, daß regelmäßig in jeder Samenanlage mehrere Embryosäcke angelegt werden (Fig. 23). Meist liegen deren 2 bei ihrer Anlage neben einander, doch wurden auch 3 und 4 beobachtet. Ihre Lage deutet darauf hin, daß sie getrennt aus mehreren Embryosackmutterzellen gebildet werden, doch habe ich ihre Entstehung leider nicht genauer verfolgen können. Von allen angelegten Embryosäcken kommt nur einer zur vollen Ausbildung.

7. **Euphorbia Peplus** L. (Untergattung *Tithymalus* Scop.).

Die Blätter stehen bei *Euphorbia Peplus,* einer in Europa weit verbreiteten Pflanze, an der Hauptachse in $^2/_5$ Divergenz; die oberen tragen in ihren Achseln dichasisch verzweigte Sprosse, an deren Enden Cyathien stehen. An den Cyathien der Achsen 2. und 3. Grades wurden die Untersuchungen angestellt.

Die Vorblätter haben dieselbe Stellung wie bei *Euphorbia palustris* und anderen Arten, das erste befindet sich an der der Achse niederer Ordnung zugekehrten Seite. Auch in der Anlage der primären Höcker stimmt diese Art mit der vorher beschriebenen vollständig überein. Sind dieselben gebildet, so erhebt sich das Involukrum als geschlossene Hülle um die 5. Sprosse; es ist am Grunde des 1. und 2. zuerst wahrzunehmen, erscheint aber gleich darauf auch beim 3., 4. und 5. Sproß. Die 2. und 3. männliche Blüte gliedert sich in der beschriebenen Weise von der 1. ab, beide liegen hier sehr nahe bei einander zwischen Involukralblatt und primärer männlicher Blüte. Die Hülle, welche auf diesem Stadium noch keine Verdickungen aufweist, beginnt jetzt in der Regel zwischen den Gruppen der männlichen Blüten solche auszubilden. Seltener wurde der Fall beobachtet, daß am Grunde des Involukrums überhaupt keine Verstärkungen entstehen, daß sich vielmehr erst in einiger Höhe über dem Boden des Cyathiums vom Involukrum ein schuppenartiges Gebilde abzweigt, welches an seinem oberen Ende frei wird und zwischen den Gruppen von männlichen Blüten dicht neben der weiblichen Blüte aufwärts wächst.

Außer diesem Gebilde entstehen aber noch andere Schuppen in der für die meisten untersuchten Arten charakteristischen Weise durch Abzweigung von den männlichen Blüten. Diese sind allerdings stark reduziert; sie bilden winzig kleine Erhebungen in den engen Räumen zwischen den Gruppen von männlichen Blüten, aber ihre Anlage ist so charakteristisch, daß ich nicht zögere, die kleinen Höcker, welche auch später kein weiteres Wachstum aufweisen, mit den ansehnlichen Bildungen zu identifizieren, wie wir sie bei anderen Arten gefunden haben.

Die weitere Entwicklung geht in regelmäßiger Weise vor sich, sodaß ich hier nicht weiter auf dieselbe eingehe.

8. **Euphorbia helioscopia** L. (Untergattung *Tithymalus* Scop.).

Die Entwicklung des Cyathiums dieser Art, welche zu den Charakterpflanzen der Mittelmeerflora gehört, sich aber auch sonst in Europa findet, besitzt große Ähnlichkeit mit der von *Euphorbia Peplus,* sodaß ich nur in aller Kürze dieselbe zu besprechen brauche.

Die Beobachtungen wurden meist an Cyathien 3. Ordnung gemacht. Die Spirale der primären Höcker ist vornumläufig und auch hier vom 1. Höcker nach der Achse niederer Ordnung zu gerichtet. Die Involukralblätter entstehen entsprechend der Reihenfolge der vorhandenen zugehörigen Sprosse, zuerst am Grunde des 1. und 2., dann am 3., 4. und 5. Höcker. Die 2. und 3. männlichen Blüten jeder Gruppe liegen dicht nebeneinander zwischen der primären Blüte und dem Hüllblatt. Mehr als 3 männliche Blüten werden in einer Gruppe selten angelegt.

Die Schuppen entstehen hier allein vom Involukrum aus, indem sie vor den Verwachsungsstellen der Involukralblätter — mit denselben von Anfang an verbunden — aus dem Boden des Cyathiums emporwachsen. Aus diesem Grunde befindet sich zwischen jeder Gruppe von männlichen Blüten auch nur eine ungeteilte Schuppe, die am Grunde mit dem Involukrum verbunden ist, sich weiter oben aber von demselben loslöst und frei neben den männlichen Blüten aufwärts wächst, ohne in Verzweigung einzugehen.

Von der Entwicklung der übrigen Teile des Cyathiums ist nichts Bemerkenswertes zu erwähnen.

9. **Euphorbia dulcis** Jacq. (Untergattung *Tithymalus* Scop.).

Von Hegelmaier wurde nachgewiesen, daß in den Embryosäcken dieser besonders in Mitteleuropa verbreiteten Art Nucellarembryonen gebildet werden. In Kombination mit diesem Verhalten wurde eine bei den verschiedenen Individuen mehr oder weniger weitgehende Reduktion des pollenbildenden Apparates gefunden. Bei den von mir untersuchten Exemplaren im Göttinger Bot. Garten wurde in jedem Cyathium höchstens eine, meistens aber überhaupt keine männliche Blüte gefunden, und für mich entstand die Frage, ob dieselben hier gar nicht zur Anlage kommen, oder ob sie zunächst regelmäßig entstehen und dann in der Entwicklung zurückbleiben.

An den Cyathien 3. Ordnung, welche ich zur Untersuchung benutzte, fand ich letztere Vermutung bestätigt. Sind beide Vorblätter in gleicher Höhe angelegt, so bildet sich auf der dem Stützblatt zugewandten Seite der 1. primäre Höcker, dem die anderen 4 in quincuncialer Reihenfolge, die vom 1. Höcker nach der Achse niederer Ordnung hin gerichtet ist, folgen. Es werden also alle primären männlichen Blüten in derselben Weise angelegt wie bei den meisten anderen Arten. Die Involukralblätter folgen in ihrer Entstehung der Spirale ihrer Sprosse, sie sind von Anfang an verwachsen und erheben sich als geschlossene Hülle um die primären Blüten. Diese wachsen in die Breite und gliedern seitlich je 2 kleine Schuppen ab, nur der 1. Höcker macht hiervon eine Ausnahme, indem er vorher noch seitlich eine 2. männliche Blüte aus seinem Gewebe bildet. Die Schuppen wachsen dann mit dem Involukrum zusammen aufwärts, die männlichen Blüten dagegen entwickeln sich nicht weiter, sodaß man im ausgebildeten Cyathium nur ganz geringe Überreste von ihnen erkennen kann.

Anhang.

Von einigen Arten der Gattung *Euphorbia* habe ich die Entwicklung der Cyathien meist aus Mangel an Material nur unvollständig verfolgen können, jedoch stellte ich fest, daß dieselbe nicht wesentlich von den anderen untersuchten Arten verschieden ist. Ich möchte daher an dieser Stelle nur einige Besonderheiten erwähnen, welche vielleicht für die Deutung der einzelnen Teile des Cyathiums von Bedeutung sein können.

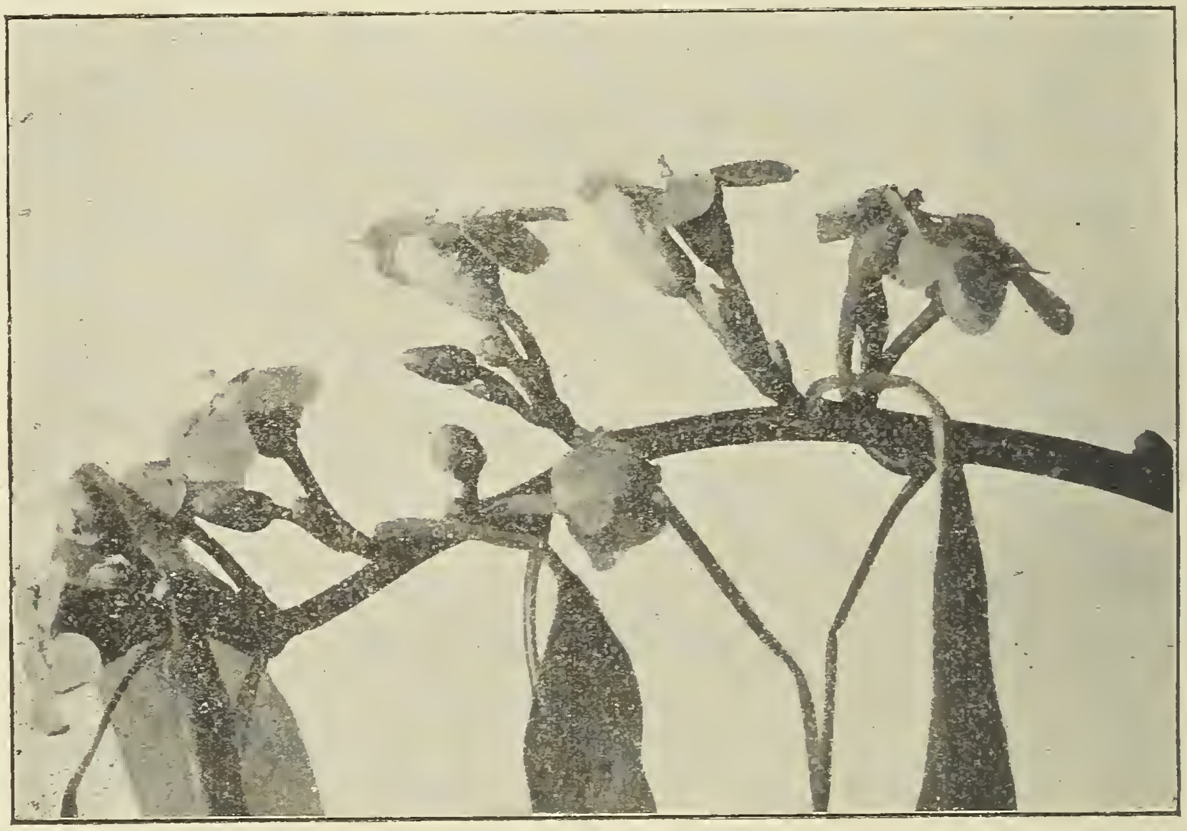


Fig. III.

Cyathienstand von *Euphorbia jacquiniiflora* Hook. (Phot.)

Bei den in Mittelamerika vorkommenden *Euphorbia jacquiniiflora* Hook. und *pulcherrima* Willd. ist der Stand der Cyathien ein abweichender.

Aus Fig. III und IV ersehen wir deutlich, daß dieselben hier in Doppelwickeln stehen. Bei *Euphorbia pulcherrima* kommt hierzu noch die Besonderheit, daß auch die Stützblätter der 4. und 5. männlichen Blüten jeder Gruppe noch angelegt werden, wie ich es auch schon bei *Euphorbia meloformis* beschrieben habe. Dasselbe ist in weit höherem Maße bei *Euphorbia canariensis* L. der Fall. Bei dieser Art sind die Schuppen vollständig in einzelne Blättchen aufgelöst, in deren Achseln die männlichen Blüten stehen, wie wir aus Fig. 24 (Taf. V) erkennen können, außerdem aber werden noch schuppenartige Gebilde vom Involukrum aus angelegt.

Von der Entwicklung des Cyathiums der im Mittelmeergebiet heimischen *Euphorbia Myrsinites* L. ist hervorzuheben, daß in jeder Gruppe von männlichen Blüten nur deren 2 angelegt werden während die Schuppen bei dieser Art vollständig fehlen.

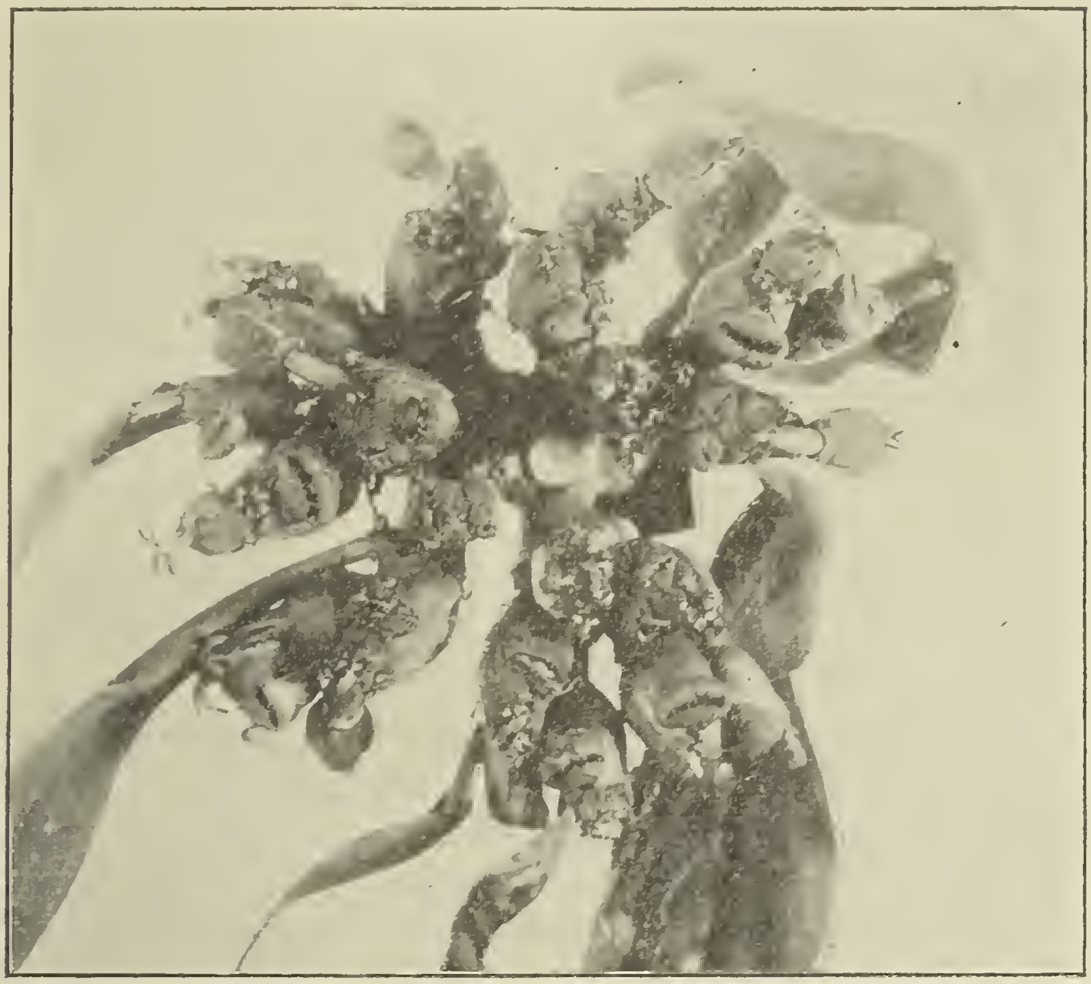


Fig. IV.
Stand der Cyathien von *Euphorbia (Poinsettia) pulcherrima* Willd. (Phot.)

Von *Euphorbia jacquiniiflora* hat Baillon in seiner Monographie (Taf. I, Fig. 17) der Euphorbiaceen eine unrichtige Abbildung veröffentlicht, welche ich nebenstehend wiedergegeben habe Dieselbe zeigt nach Baillon: „une portion d'une fleur adulte: les

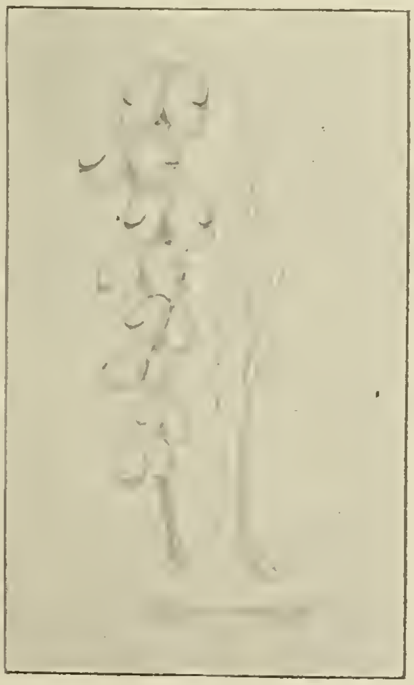


Fig. Va.
Zeigt die Baillon'sche Figur (Erklärung im Text).

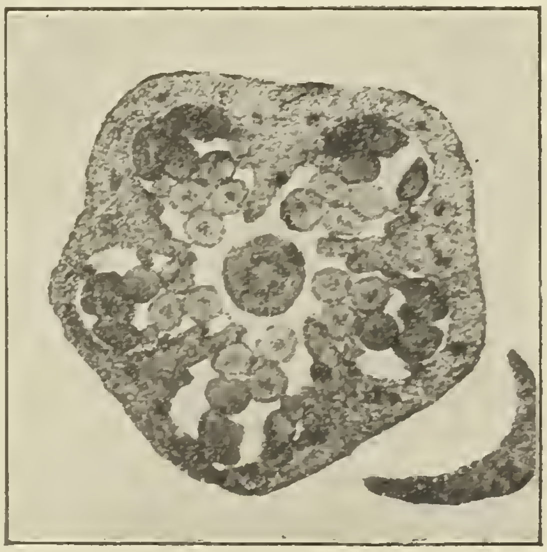


Fig. V b.
Photographie eines Querschnittes durch den unteren Teil des Cyathiums von *Euphorbia jacquiniiflora.* Vergr. 16.

étamines forment une colonne bien distincte de celle qui porte les lamelles, qu'on a regardée comme formant des calices aux fleurs mâles monandres." Daneben habe ich die Photographie eines Querschnittes durch den unteren Teil des Cyathiums derselben Art abgebildet, aus welcher die Unrichtigkeit der Baillon'schen Figur sofort hervorgeht. Wir haben hier keine einheitliche Säule, welche oben Antheren trägt, vor uns, sondern die Stiele der männlichen Blüten laufen neben einander her, und die Schuppen stehen in innigster Verbindung mit dem Involukrum, während sie nach Baillon frei aus dem Boden des Cyathiums emporwachsen. Auch Figur 12 und 14 derselben Tafel sind unrichtig, wie ich nachher noch erwähnen werde (pag. 58).

II. Diplocyathium (n. g.) capitulatum (Rchb.).

(**Euphorbia capitulata** Rchb.)

Die Pflanze besitzt ein engbegrenztes Verbreitungsgebiet auf der Balkanhalbinsel und wird auch hier nur auf höheren Bergen angetroffen. An den unverzweigten Stengeln, welche sich zu vielen dicht gedrängt aus dem Rhizom erheben, stehen die Laubblätter in $^2/_5$ Divergenz, und zwar oben enger bei einander als unten. In der fertilen Region am Ende der Achse geht die Spirale unvermittelt in $^3/_8$ Divergenz über. Anstatt der Blätter werden aber zunächst die zugehörigen Sprosse, also die primären männlichen Blüten, sichtbar und gleich darauf erscheinen die entsprechenden Involukralblätter. Noch bevor alle acht Sprosse angelegt sind, hat der erste von ihnen bereits eine zweite männliche Blüte abgegliedert (Fig. 25), in aufsteigender Reihenfolge geht das gleiche bei den anderen Sprossen vor sich.

Die acht zuerst entstandenen Involukralblätter wachsen als eine gemeinsame Hülle auf und bilden an ihren Verwachsungsstellen Nektarien aus in derselben Weise, wie dies bei den Arten von *Euphorbia* geschieht. Die Spirale setzt sich aber noch weiter fort und geht wieder in $^2/_5$ Divergenz über. So entstehen fünf weitere Sprosse mit ihren zugehörigen Blättern, letztere verwachsen jedoch entweder überhaupt nicht oder nur am Grunde miteinander, bilden aber trotzdem meistens an ihrem oberen Rande Nektarien aus, welche ebenso geformt sind wie die am äußeren Involukrum, höchstens an Größe diesen nachstehen. Aber auch mit diesem zweiten, inneren Involukrum hat die Spirale noch nicht ihr Ende erreicht. Es wird vielmehr noch eine weitere, bei den einzelnen Blütenständen verschiedene Zahl von Sprossen mit ihren Deckblättern abgegliedert (Fig. 26), die sich allerdings nur ausnahmsweise weiter entwickeln, indem sie sich verzweigen und Antheren an ihren Enden ausbilden (Fig. 29). Zuletzt entstehen drei Karpelle gleichzeitig und in gleicher Höhe an der Achse und bringen die Spirale der Blätter zum Abschluß. In den Achseln der acht Blätter des äußeren Involukrums bilden sich meist je vier bis sieben männliche Blüten, indem sich eine zweite und dritte aus dem Gewebe der ersten abgliedert, und dann eine vierte am Grunde der zweiten, eine fünfte an der dritten u. s. f. entsteht. Die Blätter der dann folgenden Hülle stützen noch je drei bis vier männliche Blüten, welche auf dieselbe Weise entstehen, bei den obersten Involukralblättern dagegen sind die Sprosse meist nur angelegt und werden nicht weiter ausgebildet. Nur in einem Falle (Fig. 29) sah ich in der Achsel derselben gleichfalls noch mehrere, allerdings relativ klein ausgebildete männliche Blüten stehen.

Die äußere Hülle beginnt, nachdem die dritte männliche Blüte in den Achseln ihrer Blätter angelegt ist, sich an den Verwachsungsstellen zu verdicken, d. h. der Boden des Cyathiums zwischen den Gruppen von Blüten wächst mit dem äußeren Involukrum zusammen aufwärts und bildet so die Schuppen, welche später als einheitliche, wenig zerspaltene Wände die Gruppen der männlichen Blüten von einander trennen. Selten nur bildet sich am Grunde der zweiten männlichen Blüte einer Gruppe ein kleines Blättchen, welches mit dem Involukrum verwächst; in der Regel werden die Schuppen bei dieser Pflanze allein vom Involukrum aus gebildet, als dessen Kommissuralbildungen man sie vielleicht auffassen kann. Eine Stütze findet diese Ansicht in der Tatsache, daß die Schuppen innerhalb der fünf oberen, nicht miteinander verwachsenen Blätter vollständig fehlen.

Nachdem ungefähr das in Figur 26 abgebildete Stadium erreicht ist, treten auch in den Achseln der oberen, dem äußeren Involukrum zunächst stehenden Laubblätter Sprosse auf, welche sich alsbald dichasisch verzweigen und an ihren Enden Cyathien ausbilden. Von dem mittleren Cyathium zweiter Ordnung entsteht zunächst auf der der Achse erster Ordnung zugekehrten Seite ein Höcker, an dessen äußerem Rande man bald das erste Involukralblatt sich anlegen sieht; die zweite primäre Blüte entsteht mit dem zugehörigen Deckblatt bald darauf an der Außenseite genau zwischen beiden Vorblättern, und so setzt sich die Spirale fort. Sind alle fünf Sprosse mit den zugehörigen Involukralblättern angelegt, so treten Faltenbildungen in diesen Teilen auf und der ganze Komplex schrumpft zusammen. Auch die jungen Sprosse in den Achseln der Vorblätter entwickeln sich fortan nicht weiter.

Nur in einem einzigen Falle (von mehr als 100) sah ich ein Cyathium an einer Achse zweiter Ordnung fast vollständig ausgebildet. Dasselbe war gebaut wie der äußere Becher des endständigen Blütenstandes, nur bestand es aus 5 Blättern, enthielt aber männliche Blüten, Schuppen, Nektarien und eine normale weibliche Blüte, und kam in seinem Aufbau einem Cyathium von *Euphorbia Peplus* z. B. ganz gleich. Vollständig reif und blühend fand ich jedoch in keinem einzigen Falle ein solches seitliches Cyathium.

Nicht nur bei den Exemplaren, welche im Göttinger botanischen Garten kultiviert werden, habe ich die Untersuchung angestellt, sondern auch an Herbarmaterial[1]), welches an einem Standort der Pflanze in Dalmatien gesammelt wurde. Die Beschreibungen, welche bisher von der Pflanze gegeben wurden, berichten nichts von dem eigentümlichen und abweichenden Bau der Inflorescenz. Reichenbach, der die Art aufstellte und die erste Diagnose in seiner „Flora germanica excursoria . . .“ gab, spricht ausdrücklich von einem „capitulo simpliciter involucrato“, während Visiani (Flora Dalmatica) die inneren Involukralblätter wohl bereits erkannte, aber falsch deutete. Aus seiner Beschreibung sei folgendes angeführt: „Flores in capitulo terminali solitario digesti, foliis ramulis inordinatim stipato, involucri 16-lobi. Lobis exterioribus in glandulas transverse oblongas utrinque rotundatas rubras, integras vel medio marginatas, saepius substipitatas incrassatis, interioribus oblongis erectis, membranaceis nervosis, dentatis, fissis, ciliatisve. Flores masculi plures squama membranacea oblongo-spathulata denticulata suffulti, filamento superne articulato persistente, anthera biloculari, loculis globosis, decidua.“ Mit den „squamis membranaceis“, von denen mehrere männliche Blüten gestützt sein sollen, meint Visiani offenbar die innere Hülle, welche ja auch in der Tat zwischen männlichen Blüten steht. Übersehen hat er dabei, daß sich unterhalb der „squama“ ein Achsenstück befindet, und daß die Blüten unterhalb und oberhalb des Blättchens nicht derselben Gruppe angehören. In de Candolle's Prodromus ist die Beschreibung der Inflorescenz von Boissier folgendermaßen gegeben: „. . . . involucro terminali sessili foliis summis involucrato hemisphaerico intus parce hirtulo lobis oblongis ciliatulis denticulatis, glandulis purpureis substipitatis transverse oblongis, stylis brevissimis apice incrassato bilobis, capsula . . . .“ und weiter „. . . . . bracteolae inter flores masculos lobis involucri similes, saepe 2—3 inter se margine coalitae, glandulas eis involucri similes apice ferentes et eius naturam egregie illustrantes. Species inflorescentia semper monocephala et involucro multifolio insignis.“ Also hat auch Boissier die Natur der „mit Nektarien versehenen Schuppen“ nicht erkannt. Wie eine Durchsicht des Just'schen Jahresberichtes zeigte, ist auch später eine neue richtige Beschreibung der Pflanze nicht gegeben worden.

---

[1]) Aus dem Herbarium Haußknecht, Weimar: *Euphorbia capitulata* Rchb., gesammelt von Pichler 1870 auf dem Mte. Orien, Dinarische Alpen.

Da nun der als Cyathium bezeichnete Blütenstand für die Gattung *Euphorbia* charakteristisch ist, darf man die bisher als *Euphorbia capitulata* Rchb. beschriebene Art nicht zu dieser Gattung zählen. Der beschriebene Blütenstand ist durchaus vom Cyathium verschieden und auch nicht durch Übergänge, für welche man die bei einigen Arten beobachteten, sogenannten durchwachsenen Cyathien halten könnte, mit diesem verknüpft, wie wir später noch sehen werden. Nun werden ja allerdings auch richtige Cyathien bei der Pflanze angelegt, aber dieselben sind so stark reduziert — der eine mitgeteilte Fall muß als Abnormität betrachtet werden —, daß sie nicht als eigentliche Blütenstände der Pflanze gelten können, als solchen muß man allein das endständige Köpfchen betrachten. Daher ist es meiner Ansicht nach wohl angebracht, die Pflanze in einer besonderen, neuen Gattung „*Diplocyathium*“ unterzubringen. Eine Übersicht über den Bau der Inflorescenz von *Diplocyathium capitulatum* (Rchb.) *mihi* gibt die folgende Beschreibung:

Acht der oberen Blätter an der einachsigen Pflanze sind zu einer Hülle verschmolzen, die an den Verwachsungsstellen rötliche, runde Drüsen trägt. In den Achseln dieser Blätter stehen Gruppen von männlichen Blüten, zwischen diesen befindet sich mit der Hülle genetisch verbunden je eine Schuppe. Die nächsten fünf, höher an der Achse stehenden Blätter sind schuppenförmig (Fig. 29) und nicht miteinander verschmolzen, sie tragen häufig Drüsen an ihrem oberen Rande und stets männliche Blüten in ihren Achseln. Die zwei bis fünf letzten Blätter vor den Karpellen werden meistens mit ihren Achselsprossen nur angelegt, selten entwickeln sich diese weiter und bilden noch männliche Blüten aus. Die Achse erster Ordnung wird abgeschlossen durch eine weibliche Blüte, die aus einem dreifächerigen Fruchtknoten besteht. Ein Kelch fehlt, ebenso wie bei den männlichen Blüten. Die Frucht, eine dreifächerige Kapsel, ist mit großen, hohlen, blasenförmigen Warzen besetzt. Der ganze Blütenstand wird von den obersten Laubblättern eingehüllt, welche in ihren Achseln Dichasien von einfach gebauten Cyathien anlegen, die niemals zur vollen Ausbildung kommen.

Allgemeiner Teil.

Kritische Übersicht über die bisherigen Arbeiten auf Grund der mitgeteilten Beobachtungen.

Einleitung.

Die Frage, ob das Cyathium, dessen Entwicklung bei den einzelnen Arten der Gattung *Euphorbia* im vorigen Abschnitt näher beschrieben worden ist, eine Zwitterblüte oder ein Blütenstand sei, wurde schon in den Zeiten vor Linné aufgeworfen. Während Tournefort in seinen „Institutiones Rei Herbariae“ die Sexualorgane der Gattung *Tithymalus* als Zwitterblüten beschreibt, gibt bereits Lamarck in seiner „Encyclopédie méthodique“ die Möglichkeit zu, daß diese „Blüten“ auch eine Anhäufung kleiner Blütchen sein könnten. Die Schuppen wären dann nach ihm „les calices propres d'autant de fleurs mâles qu'il y a de faisceaux“, jedes Bündel von Staubgefäßen also eine männliche Blüte und der Fruchtknoten jener Zwitterblüte eine einfache weibliche Blüte. A. L. de Jussieu war der erste, welcher diese Ansicht nach der noch heute von vielen Forschern anerkannten Richtung modifizierte, daß nämlich innerhalb des Involukrums viele, in einzelne Gruppen zusammengedrängte männliche Blüten eine zentrale weibliche umgeben. Den Beweis für diese Anschauung suchte Rob. Brown zu liefern, nachdem inzwischen Linné das Cyathium wieder als einfache Blüte beschrieben hatte. Rob. Brown weist auf die Analogie mit einer nahe verwandten, damals noch nicht veröffentlichten australischen Gattung hin, bei welcher sich eine kelchartige Bildung an der Gliederung der männlichen Blüte und an der weiblichen dicht unterhalb des Fruchtknotens befindet, und auf das Vorkommen der letzteren bei einigen Euphorbien, so z. B. bei *Euphorbia punicea*. Die Gliederung bei *Euphorbia* ist daher nach ihm die Grenze zwischen dem Stiel der perianthlosen männlichen Blüte und dem Filament des einzigen Staubgefäßes derselben, und die entwicklungsgeschichtliche Tatsache, daß die Anthere zunächst sitzend ist und das Filament sich erst später ausbildet, scheint ihm diese Ansicht zu bestätigen. Die Schuppen sind nicht die Kelche von Blüten, sondern Brakteen innerhalb des Blütenstandes.

Dieser Ansicht schlossen sich Kunth, Adr. de Jussieu, Röper, Wydler und Alex. Braun an, indem sie weitere Anhaltspunkte zur Stütze derselben zu liefern suchten. So führte Jussieu noch mehrere Arten von *Euphorbia* an (*palustris* L., *caespitosa* Lam.), bei welchen der „Kelch“ der weiblichen Blüte besonders stark ausgebildet ist, auch bringt er eine Abbildung von einer einzigen männlichen Blüte mit der zugehörigen Braktee, die zwar keinen Anspruch auf Genauigkeit machen kann, aus der aber hervorgeht, daß nach seiner Ansicht die Brakteen — unsere Schuppen also — nicht an der Hauptsache des Cyathiums inseriert sind, sondern an den Seitenachsen, den Stielen der männlichen Blüten. Die Gliederung an den Filamenten und die Analogie mit den verwandten Gattungen, besonders mit *Anthostema* sind weitere Tatsachen, die ihm die Auffassung des Cyathiums als Blütenstand wohl berechtigt erscheinen lassen. Eine weitgehende Förderung unserer Kenntnisse vom Bau des Cyathiums verdanken wir Johannes Röper, dem unter den Autoren, welche zur Aufklärung der Frage beigetragen haben, ein Ehrenplatz gebührt. In seiner sorgfältigen Weise gibt er uns in der „Enumeratio Euphorbiarum . . . . . .“ eine genaue Schilderung des gesamten Aufbaues der verschiedenen einheimischen Euphorbien und sucht gleichzeitig die einzelnen Befunde zu erklären und miteinander in Zusammenhang zu bringen. Das Involukrum besteht nach ihm aus fünf Blättern, die mit den Stützblättern der endständigen Scheindolde bei *Euphorbia helioscopia* u. a. wohl zu vergleichen sind. Die Stellung der männlichen Blüten ist richtig geschildert. Die primäre männliche Blüte ist nach ihm der normale Achselsproß des zugehörigen Involukralblattes, die anderen Blüten sind Beisprosse und die Schuppen deren Deckblätter — eine Ansicht, die noch heute von den meisten Autoren geteilt wird. Jede einzelne männliche Blüte besteht nach ihm aus drei in einem Quirl stehenden Staubgefäßen, deren Filamente verschmolzen und deren Antheren bis auf eine zurückgebildet sind. Er kommt zu dieser Auffassung dadurch, daß er in manchen Fällen zwei bis drei Antheren an einer männlichen Blüte vorfand, ohne daß es sich hier um eine Verwachsung mehrerer männlicher Blüten gehandelt hätte. Denn wo eine solche stattgefunden hatte, war die Verdoppelung der Filamente auch später noch deutlich erkennbar, während in jenen anderen Fällen keine Spur einer solchen sichtbar war. Die Gliederung an den männlichen Blüten ist seiner Ansicht nach eine Gelenkbildung, durch welche die eigentliche

Blüte von ihrem Stiel abgeschnürt wird. Dadurch ist zugleich das späte Hervortreten derselben erklärt, denn auch sonst sehen wir im Pflanzenreich an Blattstielen z. B., daß solche Gelenkbildungen später entstehen als die Organe, welche durch sie zum Abfall gebracht werden sollen. Die Anschwellung unterhalb des Fruchtknotens ist in Analogie mit *Anthostema* als Kelch zu deuten.

Diesen Ansichten Röpers schloß sich auch Wydler im allgemeinen an, nur inbetreff der Stellung und des Baues der männlichen Blüten ist er anderer Meinung. Die Hypothese vom verschmolzenen Staminalquirl hält er für unnötig und unrichtig. Die absteigende, einer Zickzackreihe entsprechenden Aufblühfolge und die Stellung der kleinen Vorblätter an der Basis der männlichen Blüten scheinen ihm ferner darauf hinzudeuten, daß diese in einer einfachen Wickel stehen, und merkwürdig erscheint es ihm, daß bei dieser Annahme „die Anordnung der männlichen Blüten demselben Stellungsgesetz gehorcht, welches wir auch für die Laubzweige von *Euphorbia* erkannt haben, da dieselben von der Dichotomie ausgehend in Wickelbildung enden“. Meiner Ansicht nach ist diese Tatsache nicht merkwürdig, sondern sehr natürlich, denn die Verzweigung der ganzen Pflanze wird dadurch einheitlich, und wir werden unten sehen, daß die Analogie der Stellung der männlichen Blüten mit der der ganzen Cyathien zu einander noch eine größere ist als Wydler seinerzeit annahm. Der Wydler'schen Auffassung neigt auch Alex. Braun in seiner Abhandlung über das Individuum der Pflanze zu, in der er die männlichen Blüten als Sproßindividuen von denkbar geringster Ausbildung anführt.

So hatten sich alle Forscher der zuerst von Lamarck und A. L. de Jussieu ausgesprochenen, dann später von Rob. Brown genauer begründeten Auffassung angeschlossen, daß man in dem Cyathium der Gattung *Euphorbia* eine Inflorescenz und keine Einzelblüte vor sich habe, wenn auch im Einzelnen die Ansichten von einander abwichen. Da erschien eine Reihe von Arbeiten von Payer und dessen Schüler Baillon, welche mit einer bis dahin noch nicht angewandten Methode, nämlich mit Hilfe der Entwicklungsgeschichte, an das Problem herantraten und dabei zu einem durchaus anderen Ergebnis kamen. Beide stellten genaue Untersuchungen über die Entwicklung des Cyathiums an, aus denen sie zu dem Schlusse kamen, daß das Cyathium eine Blüte sei. Manche dieser Beobachtungen waren nun sicher unrichtig, andere wenigstens ungenau, aber geraume Zeit dauerte es, bis dies mit voller Sicherheit nachgewiesen werden konnte. Da indessen in allen diesen Arbeiten so viele verschiedene Deutungen und Theorien über die einzelnen Teile des Cyathiums aufgestellt worden sind, wäre es unübersichtlich, wie bisher die einzelnen Arbeiten der Reihe nach durchzugehen und die darin ausgesprochenen Ansichten auf ihre Berechtigung hin zu prüfen. Wir wollen vielmehr hierbei nach den einzelnen Teilen des Cyathiums vorgehen, und dieselben in folgender Reihenfolge besprechen:

1. primäre männliche Blüten und Involukralblätter.
2. Stellung und Bau der männlichen Blüten.

3. Die Schuppen und ihre Beziehung zu den männlichen Blüten.
4. Die weibliche Blüte, und zum Schluß wird
5. das Doppelcyathium, wie wir es schon im speziellen Teil bei *Diplocyathium capitulatum* beschrieben haben, zur Besprechung kommen und mit dem regelmäßigen Cyathium verglichen werden.

1. Primäre männliche Blüten und Involukralblätter.

Die Untersuchungen, welche über diese Teile des Cyathiums angestellt sind, weichen sehr von einander ab und sind zum größten Teil unrichtig. Payer hat nicht herausfinden können, ob die „Kelchblätter" gleichzeitig oder nach einander entstehen, doch bildet er sie bei *Euphorbia Lathyris* in gleicher Höhe ab. Aus diesen Figuren, die schon von Warming als unrichtig zurückgewiesen sind, geht hervor, daß nach Payers Beobachtungen die Involukralblätter zeitlich vor den primären männlichen Blüten angelegt werden, denn in Figur 3, Tafel 107 seiner „Organogénie de la fleur" sehen wir fünf Höcker in gleicher Höhe, die Anlagen der Kelchblätter, in Figur 4 über diesen fünf weitere Höcker ebenfalls gleich hoch an der Achse, die primären männlichen Blüten. Gedeutet wurden diese Bildungen als zwei Blattkreise, der untere, zuerst entstandene wird zum fünfblättrigen verwachsenen Kelch, der obere zu einem Staminalquirl, und in der Tat würden die Beobachtungen, falls sie richtig gewesen wären, für die Auffassung des Cyathiums als eine hermaphrodite Blüte sprechen. Baillon schloß sich in allen seinen Ansichten ganz der Auffassung seines Lehrers an. Auch nach seinen Beobachtungen entstehen die Involukralblätter vor den primären männlichen Blüten, wenn er auch bei *Euphorbia illyrica* die Stellung der ersteren „dans l'ordre quinconcial" gesehen zu haben glaubt. Nun hat zwar Baillon etwa dreißig Arten der Gattung *Euphorbia* untersucht, ohne allerdings dieselben in seiner Abhandlung genauer zu bezeichnen, aber eine Verschiedenheit in der Entwicklung scheint ihm nicht aufgefallen zu sein, da er die von ihm mitgeteilten entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen für alle Arten gelten läßt. Die Anlage der Involukralblätter vor den zugehörigen Sprossen, den primären männlichen Blüten — eine Tatsache übrigens, die bei der Deutung wenig inbetracht kommt — habe ich nur bei einer einzigen Art, nämlich bei *Euphorbia meloformis* Ait. gefunden, bei allen anderen geht die Anlage in umgekehrter Reihenfolge vor sich, wie dies ja auch schon Warming richtig angegeben hat. Andererseits stehen bei *Euphorbia globosa* die Anlagen der primären Blüten in so wenig verschiedener Höhe an der Achse, daß man selbst bei genauerer Betrachtung noch einen Quirl vor sich zu haben glaubt. Ob nun Baillon gerade bei *Euphorbia globosa* oder einer anderen Art, welche sich ähnlich verhält, seine Beobachtungen machte, lasse ich dahingestellt, aus seinen Abbildungen geht nur hervor, daß *Euphorbia jacquiniiflora, palustris, hiberna, pulcherrima, illyrica, canariensis* und *mammillaris* zu den von ihm untersuchten dreißig Arten gehören.

Gegen die französische Schule wandte sich alsbald Röper in seiner Schrift „Vorgefaßte botanische Meinungen“, in welcher er auf Grund seiner früheren Untersuchungen die Ansichten Payers und Baillons zu widerlegen suchte. Wenn es sich bei unseren Involukralblättern und primären männlichen Blüten um zwei Blattkreise handelte, müßten nach ihm beide miteinander alternieren. Dies ist ja aber nicht der Fall, vielmehr steht jede primäre Blüte dicht über einem Involukralblatt, und aus diesem Grunde glaubt er an seiner früheren Ansicht festhalten und beide als einen Sproß mit seinem zugehörigen Involukralblatt deuten zu müssen. — Eine abweichende und isolierte Stellung in der Deutung des Involukrums nehmen Schleiden und mit ihm Schacht ein, indem sie die Ansicht vertreten, daß dasselbe aus zehn Blättern zusammengesetzt ist, nämlich aus einem äußeren Kreis von fünf Blättchen mit Nektarien an ihrem oberen Rande und einem inneren Kreis von fünf schuppenförmigen Phyllomen. Auch Budde schließt sich in einer lückenhaften Arbeit über die Entwicklung des Cyathiums bei *Euphorbia helioscopia* der Schleiden'schen Ansicht an, ändert dieselbe aber dahin ab, daß die mit Nektarien versehenen Blätter den inneren Kreis und damit eine Corolla bilden sollen. Wie er zu dieser Auffassung kommt, ist mir ebenso wenig verständlich, wie die Angabe, welche er über die Entstehung der männlichen Blüten gemacht hat. Nachdem das Involukrum angelegt ist, konnte er nicht einmal eine Anlage der männlichen Blüten erkennen, vielmehr entwickeln sich nach ihm diese erst nach der weiblichen Blüte, und diese Anlagefolge scheint ihm dann der beste Beweis gegen die Linné'sche Auffassung des Cyathiums als Zwitterblüte zu sein. Ich bedaure, den frommen Wunsch, den Budde am Ende seiner Dissertation äußert: „ . . posteriores, qui hanc rem fortasse denuo tractabunt, ea, quae inveni, confirmaturos esse spero“, nicht erfüllen zu können, denn auch seine anderen Untersuchungen muß ich als vollständig unrichtig bezeichnen.

Auf diese unvollkommene Arbeit Buddes folgte nach einigen Jahren eine um so genauere Abhandlung, welche auch mehrere Arten umfaßt, von dem dänischen Botaniker Warming. Den Untersuchungen dieses Forschers, der in seiner Dissertation zugleich eine Preisaufgabe der Königlichen dänischen Gesellschaft der Wissenschaften: „Er Koppen hos Vortemaelken (*Euphorbia* L.) en Blomst eller en Blomsterstand?“ bearbeitete, kann ich mich im allgemeinen anschließen, wenigstens was die einheimischen Arten betrifft, die Warming ausschließlich untersucht hat. Da er nun bei diesen die Entwicklung ziemlich übereinstimmend fand, glaubte er das Ergebnis seiner Beobachtungen auf das ganze Genus *Euphorbia* L. ausdehnen zu können. Wie meine Untersuchungen zeigen, ist diese Verallgemeinerung nicht erlaubt. Es treten sogar beträchtliche Abweichungen, z. B. bei den untersuchten succulenten *Euphorbien* auf, und daher müssen die Untersuchungen, die Warming für die ganze Gattung gelten läßt, bei vielen Arten eine recht erhebliche Einschränkung erfahren Nach ihm stehen die Vorblätter bei allen untersuchten Arten

(*Peplus* L., *helioscopia* L., *exigua* L., *Lathyris* L., *Esula* L., *Cyparissias* L., *Graeca* Boiss., *Lagascae* Spr., *pilosa* L., *falcata* L.. *segetalis* L., *trapezoidalis* Vi., *medicaginea* Boiss., *Terracina* L.) außer bei *Euphorbia Lathyris* in verschiedener Höhe an der Achse. die Knospen in den Achseln zweier Vorblätter sind antidrom, Nach Anlage derselben entsteht dann an der der Abstammungsachse zugekehrten Seite etwas mehr nach dem ersten Vorblatt hin ein ovaler Höcker, der bald durch eine Querfurche in einen oberen größeren und einen unteren Teil geschieden wird. Dann erscheint dem Stützblatt zugewandt ein zweiter Höcker, der sich ebenfalls teilt, und so setzt sich die Spirale in $^2/_5$ Divergenz fort, bis fünf quergespaltene Höcker angelegt sind. Diese Art der Anlage habe ich nur bei *Euphorbia meloformis* Ait. und den seitlichen Cyathien von *Diplocyathium capitulatum* gefunden, beides Pflanzen, welche Warming nicht untersucht hat, und auch bei diesen kann von einer Teilung des primären Höckers eigentlich nicht die Rede sein. Bei der Mehrzahl der Arten sieht man zunächst fünf Höcker in $^2/_5$ Divergenz sich am Primordium anlegen, der erste steht — außer bei *Euphorbia splendens* — der Abstammungsachse zugekehrt, und erst nachdem alle fünf angelegt sind, werden an ihren Außenrändern die Gebilde sichtbar, aus denen später die Involukralblätter werden. Man kann nicht sagen, daß sich die zuerst angelegten Höcker quer teilen, vielmehr werden sie gewissermaßen umwuchert von den dicht unter ihnen liegenden Stellen der Achse; die ganze Entstehung aber läßt keine andere Vermutung zu, als daß es sich hier um Blätter mit ihren zugehörigen Sprossen handelt. Daß diese letzteren vor ihren Deckblättern entstehen, ist eine Tatsache, welche in der floralen Region anderer Pflanzen häufig beobachtet worden ist. Für die vertretene Ansicht sprechen auch die von Schmitz u. a. mitgeteilten Mißbildungen an *Euphorbia Cyparissias*, die zum Teil durch *Uromyces scutellatus* hervorgerufen sind. Da jedoch von anderer Seite diese selben Beobachtungen — meiner Ansicht nach mit Unrecht — gerade in entgegengesetztem Sinne ausgelegt worden sind, werde ich dieselben bei der Deutung vollständig beiseite lassen, umsomehr, da sie doch nicht als einwandsfreie Beweise für die eine odere andere Auffassung gelten können.

Als Ausnahme von dem oben beschriebenen, allgemein verbreiteten Entwicklungsgang möchte ich noch *Euphorbia splendens* erwähnen, bei welcher das erste Involukralblatt dem Stützblatt zugekehrt ist, wie Baillon es auch bei *Euphorbia illyrica* beobachtet haben will. Ich möchte nicht, wie Warming es tut, diese Angabe Baillons ohne weiteres als unrichtig hinstellen; ich bin sogar der Ansicht, daß sie recht wohl richtig sein kann, konnte sie jedoch aus Mangel an Material nicht nachprüfen. Die Drüsen, welche sich bald nach dem Entstehen der Hülle als fünf weitere Hervorragungen zeigen, sind nach Warming Anhangsgebilde der Involukralblätter ohne morphologische Selbständigkeit, also Emergenzen, denen vielleicht eine biologische Bedeutung bei der Bestäubung zukommt. Dieser schon von Röper ausgesprochenen Erklärung kann ich mich nur anschließen, denn selbständige Blattgebilde sind es auf keinen Fall; — gegen diese Auffassung spricht außer anderen, schon oben angeführten Tatsachen die Beobachtung Röpers, daß sie auch an den Vorblättern und Schuppen sonst normal ausgebildeter Inflorescenzen vorkommen — und als Kommissuralbildungen kann ich dieselben ebenfalls nicht ansehen: bilden sie sich doch bei *Diplocyathium capitulatum* auch am oberen Rande der inneren Involukralblätter, ohne daß diese miteinander verwachsen sind. Sie nehmen hier den mittleren Teil des zerspaltenen Randes des Blättchens ein (Fig. 29) und setzen sich nicht scharf gegen dieses ab, sondern gehen allmählich in dasselbe über. Daß die Nektarien gerade an den Verwachsungsstellen der einzelnen Involukralblätter entstehen, wird verständlich, wenn man bedenkt, daß solche Stellen allgemein von Anhangsgebilden bevorzugt werden.

Die Abhandlung Warmings gab manchem Botaniker Veranlassung, seine Meinung über das Cyathium zu äußern, Schmitz, J. Müller, Hieronymus, Celakovsky u. a. ergriffen nacheinander das Wort, um auf Grund eigener Beobachtungen jene Arbeit einer Kritik zu unterziehen. In den Teilen des Cyathiums, welche in diesem Abschnitt besprochen werden, stimmten die meisten mit Warming überein, nur Hieronymus kam zu einer vollständig anderen Ansicht. Er war nicht der Meinung, daß es sich bei den Involukralblättern und primären männlichen Blüten um Deckblätter mit ihren zugehörigen Sprossen handelt, sondern er hielt das Involukralblatt mit dem ganzen Komplex der in seiner Achsel stehenden männlichen Blüten für ein einziges, verzweigtes Blattgebilde. Auf die geringe Wahrscheinlichkeit dieser Auffassung werden wir im nächsten Abschnitt näher einzugehen haben. Abweichend sind auch die Untersuchungen Pedersens, nach dem bei *Euphorbia Esula* und *Peplus* zunächst die Involukralblätter in $^2/_5$ Spiralstellung erscheinen und nach Anlage dieser erst die primären männlichen Blüten. Bei *Euphorbia Peplus* herrscht diese Anlagefolge sicher nicht; *Euphorbia Esula* habe ich nicht daraufhin untersucht.

In einer weiteren Arbeit über „pollenbildende Phyllome und Kaulome“ hat Warming seine früheren Untersuchungen über das Cyathium verbessert und vervollständigt. Er widerruft in derselben seine frühere Anschauung über die Querteilung der primären Höcker in einen oberen und unteren Teil. Nach seinen neuen Untersuchungen entsteht der primäre Sproß zuerst und das Involukralblatt als wulstförmiges Gebilde auf demselben, wie auch ich es bei der Mehrzahl der Arten im speziellen Teil beschrieben habe. Als weitere Stütze für die Auffassung dieser beiden Teile als Deckblatt und Achselsproß wird noch die Tatsache angeführt, daß die Involukralblätter in der ersten und zweiten Periblemschicht gebildet werden, die primären Blüten in den tiefer liegenden (dritten bis vierten) Periblemschichten, und daß diese letzteren im Innern bald gut ausgeprägte Pleromreihen entwickeln, während jene den gewöhnlichen, weniger regelmäßigen Bau der Blätter annehmen. Alle diese Beobachtungen kann ich nur bestätigen.

Die jüngste Untersuchung über die Entwicklung des Cyathiums hat Schumann in seinen „Untersuchungen über den Blütenanschluß“

geliefert. Er hat *Euphorbia humifusa* W., *Peplis* L., *palustris* L. und *Chamaecyparissias* L. bezüglich ihres Aufbaues und ihrer Entwicklung gleichartig gefunden, genauer beschrieben hat er die Entwicklung des Cyathiums von *Euphorbia palustris* L. Da ich schon im speziellen Teil bei der Besprechung des Cyathiums dieser Art auf die Schumann'schen Untersuchungen eingegangen bin, möchte ich hier nur ganz kurz dieselben berühren. Die Anlage der primären Höcker kann ich, was die Stellung am Primordium anbetrifft, nach meinen Beobachtungen im allgemeinen bestätigen, doch muß ich ganz entschieden der Angabe widersprechen, daß diese zuerst angelegten Höcker die Involukralblätter sind, und daß vor dem vierten und fünften zuerst Anlagen von männlichen Blüten als Sprosse auftreten. Die fünf primären Höcker sind vielmehr hier wie bei allen anderen untersuchten Arten (Ausnahme: *Euphorbia meloformis*) die primären männlichen Blüten, und die Involukralblätter treten bei *Euphorbia palustris* wahrscheinlich entsprechend ihrer Spiralstellung auf, d. h. das unterste erste Blatt zuerst, sicherlich aber nicht, wie Schumann es gesehen haben will, in umgekehrter Reihenfolge. Bei den anderen untersuchten Arten ist die Entstehung des Involukrums verschieden. Bei *Euphorbia corollata* und *globosa* scheint dasselbe sich simultan um alle fünf Höcker herum zu erheben; bei *Euphorbia Peplus, helioscopia, hypericifolia* und *palustris* folgt es der Spirale und entsteht am Grunde des ersten Sprosses zuerst, bei *Euphorbia splendens* schließlich wird die der Abstammungsachse zugekehrte Seite bevorzugt und vor dem ersten und dritten Sproß zuerst das Stützblatt gebildet. Von allen diesen Arten weicht *Euphorbia meloformis* ab, indem hier zunächst auf der Achsenseite das erste Involukralblatt entsteht, dann vor diesem der zugehörige Sproß, und in derselben Reihenfolge in $^2/_5$ Spirale die übrigen Blätter mit ihren Achselsprossen angelegt werden. Für die Ansicht, daß es sich hier wirklich um Deckblätter und Achselsprosse handelt, spricht auch ganz entschieden die Art der Anlage bei *Diplocyathium capitulatum,* bei welcher ebenfalls zunächst die am tiefsten stehenden Sprosse, und dann, während die höheren Sprosse sich anlegen, die Deckblätter der unteren sichtbar werden.

Lehnt man diese Auffassung ab, und will man nicht zwei Spiralen von genau übereinanderstehenden Blättern annehmen, so bleibt nur noch die Ansicht von Hieronymus übrig, daß das Involukralblatt mit der ganzen vor ihm stehenden Gruppe von männlichen Blüten ein Blattgebilde ist. Zu dieser Annahme kann ich mich aber aus Gründen, welche im folgenden Abschnitt näher besprochen werden, nicht verstehen und daher schließe ich mich der zuerst von Röper ausgesprochenen, dann von Wydler, Warming u. a. näher begründeten Auffassung an, daß die primäre männliche Blüte innerhalb jeder Gruppe der Achselsproß des zugehörigen Involukralblattes ist — eine Auffassung, welcher die Mißbildungen, die ich ja außer Betracht lassen wollte, zum mindesten nicht widersprechen, vielmehr nach Ansicht fast aller Autoren als weitere Stütze dienen können.

2. Stellung und Bau der männlichen Blüten.

Über die männlichen Blüten, die Staubgefäße Payers und mancher anderen Forscher, sind, wie schon aus der Benennung hervorgeht, die verschiedensten Theorien aufgestellt, in keiner einzigen Arbeit ist aber ihre Entstehung richtig angegeben worden. Was zunächst die Anlage derselben innerhalb einer jeden Gruppe betrifft, so findet sich bei Payer die ungenaue Angabe, daß nach Entstehung des primären Staubgefäßes, welche im vorigen Abschnitt behandelt wurde, in absteigender Folge das zweite und dritte unter dem ersten, das vierte unter dem zweiten u. s. w. angelegt wird. Nach Baillon erscheint bald nach der Entstehung der ersten Blüte ein wenig seitlich außerhalb derselben eine zweite, „qui semble une division latérale de la première,“ welche sich dann in derselben Weise teilt und damit einer dritten den Ursprung gibt. Die erste Beobachtung Baillons ist richtig, die zweite falsch, denn bei allen untersuchten Arten sah ich mit großer Deutlichkeit auch die dritte männliche Blüte aus dem Gewebe der ersten entstehen, eine Tatsache, die bisher allen Forschern entgangen ist. Denn sowohl Röper und Wydler, als auch Warming, Hieronymus und Pedersen wollen eine einfache, wickelartige Anordnung der männlichen Blüten gesehen haben, wie sie sich auch aus der Baillon'schen Beobachtung ergeben würde, nach der die zweite männliche Blüte aus der ersten, die dritte aus der zweiten, die vierte aus der dritten u. s. f. entsteht. Nur Budde stellt keine feste Behauptung über diese Stellung auf. Er konnte die Lage der männlichen Blüten überhaupt nicht erkennen, „cum partes inflorescentiae ad hoc stadium perfacile loco moveantur, ut difficilius sit, ordinem eorum statuere“.

In Wirklichkeit bildet sich die zweite und dritte männliche Blüte aus der ersten, dann die vierte aus der zweiten, die fünfte aus der dritten, die sechste aus der vierten u. s. f., wie es ja auch aus dem auf pag. 30 abgebildeten Gefäßbündelverlauf mit großer Deutlichkeit hervorgeht. Die später so gut ausgeprägte Zickzackstellung ist nur dadurch bedingt, daß die dritte Blüte sich mehr an der Außenseite nach dem Involukralblatt zu abzweigt, während die zweite seitlich aus der ersten entsteht, so kommen dann auch die vierte und fünfte, sechste und siebente Blüte nicht gleich weit entfernt von der Achse des Cyathiums zu liegen.

Über die Auffassung der bisher als richtig angenommenen Anordnung der männlichen Blüten sind zwei Theorien aufgestellt, die eine von Röper, die andere von Wydler. Nach der Ansicht Röpers ist die primäre männliche Blüte der Achselsproß des zugehörigen Involukralblattes, wie wir oben näher ausgeführt haben, die anderen Blüten innerhalb jeder Gruppe sind aber Beisprosse, die durch die ungewöhnliche Fruchtbarkeit der Blattachsel bedingt werden. Nach Wydler haben wir dagegen in dem ganzen Komplex von männlichen Blüten einer Gruppe einen einzigen, wickelartig verzweigten Sproß vor uns, das Involukralblatt ist das Deckblatt der primären Blüte und die Schuppen sind die Stützblätter der anderen Blüten. Dieser Ansicht schloß sich Warming in seiner ersten Arbeit über das Cyathium an, in seiner zweiten über pollenbildende Phyllome und Kaulome verwirft er sie jedoch und neigt der Röper'schen Auffassung zu, indem er die männlichen Blüten mit Ausnahme der ersten jeder Gruppe als seriale Beisprosse in zickzackartiger Anordnung erklärt, wie sie auch in den Blattachseln von *Aristolochia Clematitis* z. B. vorhanden sind. Dieser Ansicht hat sich in neuerer Zeit auch Schumann angeschlossen. Gegen die Beweise, die Warming in seiner ersten Arbeit für die Wickelnatur anführte, hatte Hieronymus den auch nach Warming berechtigten Einwand geltend gemacht, daß alle männliche Blüten dieselbe Lage zur Hauptachse des Cyathiums und zum Deckblatt haben, also alle Antheren, die eine differenzierte Innen- und Außenseite besitzen und nach außen umgebogen sind, mit derselben Seite der Cyathiumachse zugewandt stehen, und daß ferner die Wickel sich gerade in der Mitte des Deckblattes befindet. Eine einfache Wickel ist auch nach meinen Untersuchungen ausgeschlossen, da sich ja sowohl die zweite wie die dritte männliche Blüte von der ersten abzweigt. Diese Tatsache deutet aber auf eine andere Verzweigungsart hin, nämlich auf das Dichasium, wie wir es auch in der Laubblattregion fast aller Euphorbien beobachten, und diese Analogie spricht entschieden für meine Ansicht. Zwar entstehen nach den Untersuchungen Warmings auch accessorische Knospen aus dem Gewebe der in derselben Blattachsel stehenden älteren Sprosse, man hat wenigstens diese Gebilde Beisprosse und nicht Sproßzweige genannt, aber ich sehe nicht den Grund ein, weshalb man bei *Euphorbia* eine solche gekünstelte Deutung der weit einfacheren und natürlichen Auffassung des ganzen Komplexes als eines verzweigten Sprosses vorziehen soll, umsomehr, da manche Tatsachen, wie wir sehen werden, dafür sprechen. Nach meinen Untersuchungen ist also die Verzweigung von der primären männlichen Blüte aus eine dichasische, die zweite und dritte Blüte entstehen so als Seitensprosse unter der ersten; das Dichasium geht dann in zwei Monochasien mit stark verkürztem Sympodium über, welche von der zweiten, — vierten, — sechsten — . . und dritten —, fünften, — siebenten — . . . männlichen Blüte gebildet werden. Ob die Monochasien Wickeln oder Schraubeln sind, läßt sich mit Sicherheit nicht konstatieren; die in Betracht kommenden männlichen Blüten liegen zwar fast genau in einer Geraden, aber trotzdem möchte ich aus Analogiegründen eine Wickel annehmen, und damit eine vielleicht durch Stellungsverhältnisse bedingte Verschiebung der Sprosse: beobachten wir eine solche doch auch in dem Stand der Cyathien bei *Euphorbia pulcherrima* z. B., bei welcher ebenfalls die einzelnen Cyathien sich fast nach derselben Richtung abzweigen. (Fig. IV, pag. 39). Eine Neigung zur Wickelbildung ist auch in den Dichasien der Cyathien anderer Arten leicht zu konstatieren. Sehr schön sah ich dieselbe einmal bei *Euphorbia dendroides* ausgeprägt, bei der innerhalb einer Gruppe von Exemplaren alle Übergänge von gleichmäßiger Ausbildung beider Seitensprosse bis zum vollständigen Schwinden des einen zu sehen waren. Jede einzelne Gruppe von männlichen Blüten wäre dann eine Doppelwickel und die einzelnen Blüten ständen in genau derselben Anordnung wie die ganzen Cyathien bei *Euphorbia pulcherrima* und *jacquiniiflora,* denn auch hier sind die Achsen stark verkürzt und die Deckblätter reduziert. (Fig. III, IV, pag. 38, 39.) Durch diese Analogie bekommt die ganze Verzweigungsart der Euphorbien etwas Einheitliches, das man bei der mehr künstlichen Erklärung durch Annahme serialer Beisprosse vermißt. Daß die Seitensprosse des Dichasiums, also die zweite und dritte Blüte, einander nicht gegenüber stehen, sondern nach der Außenseite des Cyathiums zu verschoben sind, findet eine einfache Erklärung in dem Raummangel, der gerade an den betreffenden Stellen herrscht, und von dem wir uns durch einen Blick auf Figur 20 oder 6 überzeugen können. Aus Figur 5 und 6 geht außerdem deutlich hervor, daß die zweite männliche Blüte jeder Gruppe zunächst nach der Seite hin angelegt und erst später durch den Druck, den die wachsenden primären Blüten seitlich ausüben, nach außen herausgepreßt wird. Die dritte Blüte erscheint schon von Anfang an mehr oder weniger nach außen verschoben, denn an der Stelle, wo sie sich eigentlich anlegen müßte, ist kein Platz vorhanden. Analoge Verhältnisse haben wir übrigens auch bei den Doppelwickeln der Cyathien der oben schon erwähnten Euphorbienarten. Die von Hieronymus gemachten Einwände fallen bei dieser Erklärung fort, da ja in Wirklichkeit alle männlichen Blüten nach der Hauptachse des Cyathiums zu gerichtet sind und auch die Stellung der Zickzackreihe zum Involukralblatt symmetrisch sein muß; ja diese Einwände werden sogar zu einer Stütze unserer Auffassung.

Ein weiterer Beweis für die Richtigkeit dieser Ansicht ist auch in den Schuppen gegeben, deren ganze Anlage darauf hindeutet, daß sie die Stützblätter der zweiten und dritten männlichen Blüten sind. Die nähere Besprechung dieser Gebilde wird im nächsten Abschnitt erfolgen. Schließlich spricht auch noch die regelmäßige homodrome Verzweigung von den primären Blüten aus für die dargelegte Auffassung.

Was nun den Bau und die Entwicklung der männlichen Blüten betrifft, so stimmen sämtliche Forscher in ihren Beobachtungen ziemlich überein; desto mehr weichen sie aber in der Auffassung dieser Organe von einander ab, und über keinen anderen Teil des Cyathiums sind wohl so viele Theorien aufgestellt, wie gerade über die männlichen Blüten. Payer und Baillon betrachten dieselben als gegliederte Staubgefäße, Röper hält den unterhalb der Gliederung befindlichen Teil für den Stiel der männlichen Blüte, den oberen für eine Verwachsung aus mehreren Staubgefäßen, Warming faßte das Ganze früher als ein pollenbildendes Kaulom auf, hat aber später diese Ansicht zurückgezogen, Hieronymus sieht in jeder einzelnen Gruppe von männlichen Blüten und dem zugehörigen Involukralblatt ein einziges verzweigtes Staubblatt, Celakovsky und Strasburger endlich nehmen zwei sitzende zweifächerige Antheren an (die Theken des Röper'schen Staubgefäßes) und halten „das ganze Pseudo-Filament auch oberhalb der Gliederung“ für axil.

Payer kann sich infolge der Entwicklung dieser Organe nicht dazu entschließen, denselben oder wenigstens ihren unteren Teilen axilen Charakter zuzuschreiben und sie für männliche Blüten zu erklären. Wenn der untere Teil ein Blütenstiel, der obere ein Filament wäre, so müßte nach seiner Ansicht die untere Partie zuerst entstehen und dann erst die obere ausgebildet werden. Nun hat er aber gerade das Gegenteil beobachtet, nämlich daß die Anthere zuerst, das Filament später und zuletzt erst die Gliederung angelegt wird, und gerade aus dieser Anlagefolge scheint ihm hervorzugehen, daß auch die Gliederung nicht als Beweis für die Auffassung als männliche Blüte dienen kann. Die Analogie mit *Anthostema* ist aus diesem Grunde hinfällig, umsomehr, da auch an wirklichen Staubgefäßen anderer Pflanzen Gliederungen vorkommen; Payer's Schüler Baillon hat daher auch dieser Gattung eine nahe Verwandtschaft mit *Euphorbia* abgesprochen, und dieselbe an einer anderen Stelle mit *Dalembertia, Ophthalmoblapton* und andere zusammen untergebracht. Der Payer'schen Auffassung hat sich später auch Pedersen angeschlossen. Er hält aus demselben Grund die männlichen Blüten für artikulierte Staubgefäße, wie sie auch bei *Alchemilla* und anderen vorkommen, und das ganze Cyathium daher für eine Zwitterblüte. Röper hat gegen die Payer'sche Ansicht mit Recht geltend gemacht, daß es sich bei der Gliederung um eine Gelenkbildung handelt, und daß solche Gelenkbildungen immer später entstehen als die Stiele der Organe, welche durch die Quergliederung zum Abfall gebracht werden. Die Anthere ist zunächst sitzend, später verlängert sich ihr Filament oder vielmehr ihre nach Röper „durch Verwachsung mindestens zweier, vielleicht dreier Filamente gebildeten Staubfädensäule“. Auch die Beobachtung, daß bei einigen Arten, bei *Euphorbia meloformis* Ait. z. B, der Teil unterhalb der Gliederung behaart, der obere dagegen kahl ist, spricht für die Auffassung dieser Teile als Stiel und Filament. Joh. Müller hat dieser Röper'schen Beobachtung später noch weitere Bemerkungen hinzugefügt, welche ich gleich an dieser Stelle erwähnen möchte. Nach seinen Untersuchungen sind die beiden Teile bei einigen Arten von *Euphorbia* sehr verschieden, der untere ist zuweilen derb und braun gefärbt, der obere bei derselben Art zart und blaß. Bei *Euphorbia cotinoides* Miq. kennzeichnet sich ferner der untere Teil entschieden als behaartes Pedizell, der obere als nacktes Filament. Die frühe Anlage der Anthere ist nach Müller belanglos, da es häufig vorkommt, daß „Quirlanlagen und die teilweise Ausbildung der Quirlteile vor der Ausbildung des Pedizells stattfindet“, und bei *Euphorbia* könnte sich ein solcher Vorsprung in der Entwicklung nur an dem einzigen Staubfaden bemerkbar machen. Gute Vergleichsobjekte für die männlichen Blüten finden wir bei den Euphorbiaceen *Algernonia, Ophthalmoblapton, Actinostemon* und *Dactylostemon*. Bei *Ophthalmoblapton* ist meist nur ein Staubfaden vorhanden, der gerade die Mitte der männlichen Blüte einnimmt, seltener ist dieses stets vorhandene Staubgefäß an seiner Basis noch mit einem zweiten verwachsen. Hier ist also entweder ein terminales oder zwei appendikuläre Staubgefäße vorhanden, und da der Bau stets der gleiche ist, geht daraus hervor, daß terminale Staubblätter möglich sind, und solche endständigen Gebilde nicht axiler Natur zu sein brauchen. *Actinostemon* und *Dactylostemon* liefern gute Beispiele für die Reduktion der Zahl der einzelnen Staubblätter einer männlichen Blüte. Bei *Actinostemon* findet man in den mit einem einblättrigen Kelche versehenen männlichen Blüten viele Staubgefäße, und zwar besitzen die in der Mitte stehenden Blüten meist eine größere Zahl als die seitlichen; bei *Dactylostemon* geht die Reduktion so weit, daß durch Schwinden des Kelches und aller Stamina bis auf eins, Gebilde entstehen, welche den monandrischen Blüten von *Euphorbia* vollständig gleich sind. Also ist die Röper'sche Theorie von einer Verschmelzung mehrerer Staubgefässe nicht einmal nötig, um die männlichen Blüten von *Euphorbia* zu erklären; die von Röper für seine Auffassung angeführten Beobachtungen erhöhen jedoch die Wahrscheinlichkeit jener von Joh. Müller angestellten Betrachtungen.

Dieser Vergleich mit *Dactylostemon* und den anderen Arten erscheint mir überzeugender als das Vorhandensein des sogenannten Perigons bei *Anthostema, Dichostemma* und *Calycopeplus* an — oder genauer gesagt oberhalb — der Gliederung der Antherenträger — eine Tatsache, die sonst von den Anhängern der Blütenstandsauffassung als wichtiger Beweis für ihre Ansicht hingesellt zu werden pflegt. Ich habe bei *Dichostemma Zenkeri* Pax. dies Gebilde genauer untersucht und bin zu der Überzeugung gekommen, daß die Perigonnatur desselben noch lange nicht so einwandsfrei erwiesen ist, wie allgemein angenommen wird. Das „Perigon" befindet sich nämlich oberhalb der Gliederung, und aus dem Bau mancher Euphorbiablüten geht meiner Ansicht nach mit Sicherheit hervor, daß der axile Stiel der Blüte mit der Einschnürung abschließt, und daß der obere Teil Phyllomnatur besitzt. Will man trotzdem die Bildung als Perigon deuten, so muß man schon ein „Emporgerücktsein" desselben annehmen; — ich ziehe es jedenfalls vor, auf eine Deutung vorerst ganz zu verzichten und weitere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, welche uns hoffentlich Aufklärung bringen werden, abzuwarten.

Wenden wir uns nun der von Hieronymus aufgestellten Theorie zu, daß jede Gruppe von männlichen Blüten mit ihrem zugehörigen Involukralblatt als ein wickelartig verzweigtes Blatt aufzufassen ist. Hieronymus geht bei der Aufstellung derselben von einer Mißbildung aus, einer durch *Uromyces scutellatus* Lév. veranlaßten Vergrünung der Inflorescenz bei *Euphorbia Cyparissias;* er gebraucht hierfür aber nicht etwa das häßliche Wort Mißbildung, sondern nennt die krankhafte Erscheinung „Umbildung", behauptet dann, daß solche „Umbildungen" für die morphologische Erklärung einen bestimmten Wert haben und entwickelt auf Grund dieser Behauptung seine Theorie von den wickelartig verzweigten Blättern. Die mitgeteilte Beobachtung besteht im wesentlichen aus folgendem: Bei dem mißgebildeten Cyathium hatte sich das Involukrum, wie es bei Vergrünungen häufig vorkommt, in seine einzelnen Blättchen aufgelöst. Eines derselben trug in seiner Achsel einen Sproß, an welchem sich außer einem kleinen hyalinen Blättchen und mehreren Laubblättern mit männlichen Blüten in ihren Achseln auch ein gelapptes Blatt befand, welches an seinem oberen Rande die wohlausgebildete Hälfte einer Anthere trug, in der sich fast reifer Pollen befand. Nun spricht ja diese Beobachtung, wenn man derselben überhaupt Bedeutung zuschreibt, gegen die damals gerade von Warming aufgestellte Theorie von den axilen Antheren, aber es ist doch keine Veranlassung vorhanden, aus dem Grunde, weil hier Pollen von einem „umgebildeten“ Blatt erzeugt wird, zu behaupten, daß die ganze Gruppe von männlichen Blüten mit dem Involukralblatt aus einem Blatt besteht. Man ist in diesem Falle meines Erachtens um so weniger befugt, dies zu tun, da jenes Blättchen gar nicht die Stelle eines Involukralblattes einnimmt, steht es doch an dem Achselsproß eines Involukralblattes; wollte man wirklich einen Vergleich mit der normalen Ausbildung anstellen, so müßte man vielmehr den ganzen mit den hyalinen, etwas behaarten Blättchen, den vielen Laubblättern und dem beschriebenen pollenbildenden Blatte besetzten Sproß mit einer Gruppe von männlichen Blüten vergleichen. Auf die Beschreibung des hyalinen Blättchens würde dann sehr gut die Schuppe passen, und die anderen Laubblätter würde ich für vergrünte Schuppen, also für vergrünte Deckblätter der männlichen Blüten halten. Doch — wie gesagt — mir ist der ganze Vergleich zu hypothetisch, um näher auf denselben einzugehen; und einer auf solchen Beobachtungen aufgebauten Theorie kann ich keine große Überzeugungskraft beimessen, umsomehr, da weitere Beweise für dieselbe nicht gebracht worden sind.

Die Warming'sche Theorie von den pollenbildenden Kaulomen besitzt heute wohl nur noch historische Bedeutung, denn Warming hat dieselbe selbst widerrufen mit den aus dem Munde eines Forschers, der früher in einer Abhandlung über pollenbildende Phyllome und Kaulome eine Theorie über pollenbildende Achsenteile aufgestellt hat, gewiß merkwürdig klingenden Worten „l' existence de caulomes pollinifères n'a été constaté ni par moi ni par d'autres“ (Recherches et remarques sur les Cycadées pag. 25). So bleibt nur noch die von Celakovsky und fast gleichzeitig von Strasburger ausgesprochene Ansicht übrig, daß nämlich nicht nur der unterhalb der Gliederung befindliche Teil, sondern der ganze Antherenträger axil ist, und daß auf demselben sich zwei sitzende Staubblätter befinden. Auch Celakovsky räumt den pathologischen Bildungen große morphologische Bedeutung ein und stützt seine Theorie auf solche Beobachtungen. Schmitz hatte bei einer vergrünten Infloreszenz von *Euphorbia Cyparissias* L. in der Achsel eines Involukralblattes einen sehr merkwürdig gestalteten Sproß gefunden. An demselben befanden sich (Flora 1870. Tafel 4. Fig. 10) zunächst zwei mit je zwei Drüsen besetzte Blättchen und dann an der Spitze neben einem zweifächerigen Staubbeutel zwei fast regelmäßige Karpelle, welche an ihrer Basis auch dieselbe ringwulstartige Anschwellung zeigten, wie sie bei der normalen weiblichen Blüte auftritt. Eine Gliederung war weder bei dieser noch bei den anderen Mißbildungen zu erkennen, doch befand sich ungefähr an derselben Stelle, an welcher dieselbe im normalen Fall auftritt, häufig ein kleines Blättchen, das zuweilen noch eine Drüse an seinem oberen Ende trug. Ferner wurde häufiger eine abnorme Zahl von Staubfächern (zwei, drei, vier, fünf und noch mehr) beobachtet. Die Blättchen an dem Antherenträger beweisen nun nach der Ansicht Celakovsky's, daß dieses ganze Gebilde axilen Charakter hat, und die Erscheinung, daß in der zuerst beschriebenen Zwitterbildung eine zweifächerige Anthere ein Karpell ersetzt, deutet darauf hin, daß dieser sitzende Staubbeutel ganz allein einem Blatte äquivalent ist. Bei der normalen Blüte haben wir daher nach ihm zwei filamentlose Staubblätter vor uns, während der von Müller und anderen angenommene Staubfaden zur Blütenachse gehört. Wie aber ist dann die Gliederung zu erklären? Nach Celakovsky sehr einfach. Tritt doch ungefähr an dieser Stelle bei jenen Mißbildungen ein kleines Blättchen auf, welches bei normaler Ausbildung nicht vorhanden ist und daher nach der Ansicht Celakovsky's unbedingt abortiert sein muß; an dessen Stelle ist dann eben die Gliederung getreten. Mir erscheint die ganze Auffassung sehr unwahrscheinlich. Zunächst bildet Schmitz keinen einzigen Fall ab, in dem ein Blättchen so dicht unterhalb der Anthere steht, daß man in Hinsicht auf die normale Ausbildung sagen kann, es befindet sich oberhalb der Gliederung. Gegen das Vorhandensein zweier filamentloser Staubblätter spricht außerdem ganz entschieden der Bau der normal ausgebildeten Antheren, den man ja doch wohl in erster Linie zu berücksichtigen hat. Außerdem: wäre die Auffassung Celakovsky's richtig, so müßten sich die beiden „Antheren" gegenüber stehen, dies ist aber nicht der Fall, der ganze vierfächerige Staubbeutel ist vielmehr dorsiventral gebaut, und die beiden „Staubblätter" sind nichts anderes als die Theken einer einzigen Anthere. Strasburger ist zu derselben Ansicht wie Celakovsky durch den Vergleich mit der männlichen Blüte von *Ephedra altissima* gekommen, welche nach ihm der männlichen Euphorbiablüte im Bau ähnlich sein soll, und bei der er das Vorhandensein zweier sitzender Staubblätter sicher nachgewiesen zu haben glaubt. Selbst wenn man zugibt, daß die Analogie zwischen beiden so groß ist, daß sie miteinander verglichen werden können, so ziehe ich doch die bei weitem einfachere Erklärung Joh. Müller's vor, umsomehr, da von diesem Forscher durch den von Strasburger geforderten Nachweis „eines unmittelbaren Zusammenhanges mit anderen Euphorbiaceentypen", nämlich mit den männlichen Blüten von *Dactylostemon,* der Gegenbeweis gegen die Theorie geliefert worden war, bevor Strasburger überhaupt noch seine Ansicht geäußert hatte. Eichler, der in seinen „Blütendiagrammen" eine kritische Übersicht über die verschiedenen Arbeiten zusammengestellt hat, schließt sich im allgemeinen der Brown-Röperschen Theorie an, ohne irgendwie neue Tatsachen, welche für die eine oder die andere Ansicht sprechen könnten, anzuführen.

Wir haben also in jeder Gruppe von männlichen Blüten einen nach Art einer Doppelwickel, vielleicht auch Doppelschraubel, verzweigten Sproß vor uns, welcher in der Achsel des zugehörigen Involukralblattes steht. Die Sproßzweige enden direkt in terminal gestellte männliche Blüten, welche nur aus einem einzigen Staubgefäß bestehen, das man vielleicht, wie Eichler[1]) sagt, „als das allein übrig gebliebene aus einem höherzähligen Grundplan" betrachten kann. Die Gliederung ist eine Gelenkbildung, durch welche die männlichen Blüten von der Achse abgeschnürt und zum Abfall gebracht werden; sie spielt vielleicht auch eine Rolle als Meristemgewebe beim Längenwachstum des ganzen Antherenträgers. (cf. pag. 35).

3. Die Schuppen und ihre Beziehung zu den männlichen Blüten.

Über die Schuppen sind bisher nur sehr wenige exakte entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen angestellt, und die vorhandenen sind sämtlich ungenau und unrichtig, da eine genaue Verfolgung der Entwicklung dieser Gebilde bei der bisher üblichen Untersuchungsmethode mit den größten Schwierigkeiten verknüpft sein mußte. Desto größer ist aber die Zahl der Spekulationen über die Auffassung der Schuppen.

Payer gibt in seiner „Organogénie de la fleur" an, daß nach Anlage mehrerer männlicher Blüten zwischen den Gruppen derselben Höcker entstehen, die sich schnell vergrößern und bei manchen Arten sich zerteilen. Adr. de Jussieu und Rob. Brown hatten diese Gebilde als Deckblätter gedeutet. Diese Ansicht glaubt Payer aber zurückweisen zu müssen, weil sie erst nach den männlichen Blüten entstehen, während sie als Stützblätter derselben vor ihnen auftreten müßten. Er ist der Ansicht, daß die Schuppen diskoidale Anhänge des Bodens des Cyathiums sind, eine Hypothese, bei deren Annahme man auf eine befriedigende Erklärung verzichtet. Baillon schließt sich auch hier in allen Beobachtungen und Deutungen seinem Lehrmeister an. Seine Abbildung der Form der Schuppen bei *Euphorbia jacquiniiflora* habe ich im speziellen Teil als unrichtig nachgewiesen (pag. 39); auch die Entwicklung der Schuppen, wie sie auf seiner Tafel I in Figur 12 und 14 erläutert wird, dürfte nicht den Tatsachen entsprechen, wenigstens habe ich bei keiner der untersuchten Arten eine direkte, freie Erhebung derselben aus dem Boden des Cyathiums gefunden, denn in allen Fällen, in denen die männlichen Blüten nicht an ihrer Bildung Anteil nahmen, stehen sie stets von Anfang an in innigem Zusammenhang mit dem Involukrum.

Die Röper'sche Ansicht, daß die Schuppen Deckblätter der männlichen Blüten seien, ist meines Erachtens ausgeschlossen, sobald man die männlichen Blüten jeder Gruppe mit Ausnahme der ersten als Beisprosse auffaßt, denn dann dürfen alle männlichen Blüten jeder Gruppe zusammen nur ein Deckblatt haben, und dieses wäre das zugehörige Involukralblatt. Wenn man daher den Nachweis liefern kann, daß die Schuppen oder wenigstens Teile derselben wirklich Stützblätter von männlichen Blüten sind, so wird man die Theorie der Beisprosse verwerfen und eine Verzweigung von der primären männlichen Blüte aus annehmen müssen. Sehen wir nun zu, was sich aus unsern Untersuchungen für die Auffassung der Schuppen ergibt. Da die Entstehung derselben verschieden ist, werden wir hier von Fall zu Fall vorgehen müssen. Aus Figur 4, 5 und 6 sehen wir bei *Euphorbia splendens* Boj., daß die Schuppen aus dem Gewebe der ersten und zweiten männlichen Blütenanlage entstehen, und zwar ganz in Form reduzierter Stützblätter. Daß es in Wirklichkeit solche und zwar die der zweiten und dritten männlichen Blüten sind, erscheint mir nach ihrer ganzen Entstehung nicht zweifelhaft. Die Tatsache, daß sie später mit dem Involukrum zusammen aufwärts wachsen, spricht nicht dagegen, beobachten wir doch auch bei anderen Pflanzen ein Verwachsen von Hochblättern verschiedenen Grades, und auch die Erscheinung, daß das Deckblatt der zweiten männlichen Blüte zeitlich nach dieser, das der dritten dagegen vor seinem zugehörigen Sproß angelegt wird, findet ihre Erklärung, sobald wir andere Arten auf die Entwicklung der Schuppen hin untersuchen. Bei *Euphorbia corollata* (Fig. 15) sehen wir z. B., daß sich nach Anlage der primären männlichen Blüte schon die Schuppen abzweigen, bevor noch eine zweite und dritte männliche Blüte angelegt ist, sodaß hier also beide Deckblätter vor ihren Achselsprossen gebildet werden. Diese Blättchen sind bei *Euphorbia corollata* L. verhältnismäßig klein, und das, was wir hier später als Schuppen bezeichnen, entsteht zum größten Teil vom Involukrum aus als Verdickung der Verwachsungsstellen seiner einzelnen Blätter, also als richtige Kommissuralbildung. Wiederum anders ist die Entwicklung bei *Euphorbia palustris* L., bei welcher die Schuppen erst nach Anlage dreier männlicher Blüten sichtbar werden (Fig. 20). Interessant ist hier ihre Lage zu diesen. Sie entstehen bei dieser Art zu einer Zeit, wo die zweite und dritte männliche Blüte bereits nach außen von der Hauptachse fortgedrängt sind, wie wir es im vorigen Abschnitt näher erklärt haben. Die Schuppen bilden sich dann an der Grenze der ersten und zweiten bezw. ersten und dritten männlichen Blüte, indem sie mit ihrer Basis dieselben umfassen, und da nun die dritte Blüte von der Hauptachse weiter entfernt ist wie die zweite, so stehen auch die zugehörigen Deckblätter nicht in gleicher Höhe, sondern ragen selbst später noch, wenn sie bereits mit dem Involukrum verwachsen sind, verschieden weit ins Innere vor. Diese Tatsache hat bereits Hieronymus festgestellt und nur mittelst einer verwegenen Hypothese erklären können. An diesen Beispielen sehen wir also, daß die Schuppen bei den verschiedenen Arten in ungleicher Weise angelegt werden, indem sie sich entweder vor oder nach den zugehörigen männlichen Blüten entwickeln. Da aber auch die Involukralblätter vor und nach den primären Blüten entstehen, kann es uns nicht Wunder nehmen, wenn auch die Deckblätter noch höheren Grades keine bestimmte Regel einhalten, zumal dieselben doch sehr stark reduziert sind. Alle entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen sprechen also dafür, daß — bei den erwähnten Arten wenigstens — die Schuppen wirklich die Deckblätter der männlichen Blüten sind, und daß daher die Theorie der Beisprosse nicht zu billigen ist. Damit ist auch die Ansicht Schumanns widerlegt, der das Cyathium als Blüte auffassen zu können glaubt, da er in den Gruppen von männlichen Blüten Sproßscharen sieht, „mit denen sich der sich dehnende Blütenboden belädt, sobald freie Räume entstehen“.

---

[1]) Blütendiagramme II, p. 387.

Betrachten wir nun die Erklärungen, die andere Forscher jenen Gebilden gegeben haben. Nach Budde stehen die Schuppen in keinem Zusammenhang mit den männlichen Blüten und sind daher auch nicht deren Stützblätter, sondern die umgewandelten Pedizelle von männlichen Blüten selbst. Weitere Beweise für diese merkwürdige Ansicht werden nicht angeführt. Warming hat eine konstante Stellung zu den männlichen Blüten nicht feststellen können, er hat bald eine einzige, bald viele — und zwar mehr, als Deckblätter zu erwarten wären — gefunden und kann dieselben aus diesem Grunde ebenfalls nicht als solche auffassen. Er mißt denselben keine weitere morphologische Bedeutung bei, betrachtet sie als „Trichome, welche die Stellung von wirklichen Blättern einnehmen und einigermaßen als deren Aequivalente aufzufassen sind“, und vernachläßigt sie in seinen weiteren Betrachtungen bei der Deutung des Cyathiums. Diese Darlegung stützt sich indessen anscheinend nur auf den Augenschein an fertigen Cyathien. Später in „Forgreningsforhold hos Fanerogamerne“ bildet er ganz jugendliche Stadien der Schuppen von *Euphorbia Cyparissias* ab, aus welchen man ebenso wie aus den oben erwähnten Abbildungen Baillons den Schluß ziehen muß, daß dieselben zunächst als Höcker auf dem Boden des Cyathiums auftreten und direkt diesem entspringen. Ich halte auch diese Figuren für unrichtig, wenn ich auch nicht *Euphorbia Cyparissias* daraufhin untersucht habe. Schmitz erklärt die Schuppen, wie Wydler es schon früher getan hatte, für Tragblätter in den „Staubgefäßwickeln“ und wird zu dieser Deutung durch die von ihm beobachteten Mißbildungen veranlaßt, ein Hinweis darauf, daß dieselben wenigstens nicht gegen diese auch von mir angenommene Erklärung sprechen.

Zu einer ganz eigenartigen Auffassung, die auch auf falscher Beobachtung beruht, kommt Hieronymus. Er hat die Entstehung der Schuppen bei zwanzig Arten genauer untersucht und gefunden, daß sich zwischen jeder Gruppe von männlichen Blüten stets zwei getrennte Höcker anlegen, welche verschieden hoch an der Achse stehen, und zwar entsteht der höher gelegene, also nach unserer Auffassung das Deckblatt der zweiten männlichen Blüte, etwas früher als der andere. Die Verzweigung der Schuppen soll in basipetaler Reihenfolge, wie es bei den männlichen Blüten der Fall ist, erfolgen, und so finden die von Hieronymus angenommenen „verzweigten Staubblätter“ in den „zwischen dieselben eingeschobenen verzweigten Schuppen“ ihre Analoga. Da diese selbst keine konstante Stellung zu den Antherenträgern haben und diese niemals am Grunde umgreifen sollen, so können sie nach ihm auch nicht Deckblätter der männlichen Blüten sein, sondern werden als Anhangsgebilde des verzweigten Staubblattes von stipularer Natur gedeutet, analog den Nebenblättern, wie sie bei der Untergattung *Anisophyllum* vorhanden sind. Ich glaube die Angaben von Hieronymus durch meine Untersuchungen widerlegt zu haben, und damit fällt die ganze von Hieronymus aufgestellte Theorie fort.

Nur auf eine Angabe dieses Forschers möchte ich noch näher eingehen, und zwar auf die Mitteilung, daß sich bei einigen Arten, so z. B. bei *Euphorbia helioscopia,* nur eine einzige Schuppe zwischen den Gruppen von männlichen Blüten befindet. Ich habe oben bereits darauf hingewiesen, daß die Schuppen ihrer Entstehung nach keine gleichartigen Gebilde sind, sondern bei den verschiedenen Arten verschieden gedeutet werden müssen. Für *Euphorbia splendens, corollata* und *palustris* ist dies bereits geschehen, und eine gleiche Erklärung würde sich für *Euphorbia meloformis, dulcis, jacquiniiflora* und *pulcherrima* ergeben, höchstens mit dem Unterschiede, daß sich bei den beiden letztgenannten Arten auch noch die Deckblätter der vierten und fünften männlichen Blüten anlegen, während diese sonst infolge der starken Verkürzung der Achsen geschwunden sind. Bei *Euphorbia helioscopia, Peplus* und *hypericifolia* dagegen gliedern sich keine Blättchen von den männlichen Blüten ab, vielmehr entstehen die Schuppen hier als Kommissuralbildungen des Involukrums und können daher nur in der Einzahl zwischen je zwei Gruppen von männlichen Blüten vorhanden sein. Den Übergang zwischen beiden Extremen vermittelt *Euphorbia corollata,* bei der ja die Schuppen halb von Deckblättern der Blüten, halb von Verdickungen des Involukrums gebildet werden. Das vollständige Fehlen von Stützblättern an den Doppelwickeln spricht meiner Ansicht nach nicht gegen die vertretene Auffassung, da man alle Übergänge von starker Ausbildung bis zum vollständigen Schwinden beobachten kann. Diese Reduktion scheint sogar gesetzmäßig vor sich zu gehen, da die Schuppen im allgemeinen desto stärker entwickelt sind, je ausgedehnter die Spirale der Involukralblätter ist. Man könnte vielleicht vermuten, daß bei starker Verkürzung der Hauptachse des Cyathiums auch die seitlichen Achsen stärker verkürzt, und daher die Stützblätter an denselben zurückgebildet sind, wie es ja auch sonst die Regel ist, doch soll diese Bemerkung nur eine Mutmaßung sein, denn man müßte eine bedeutend größere Zahl von Arten untersuchen, um die Richtigkeit jener Vermutung erweisen zu können.

Auf eine weitere Tatsache, welche auf die Deckblattnatur der Schuppen hindeutet, ist von Eichler hingewiesen worden. Bei der Gattung *Calycopeplus* nämlich sind die Schuppen in einzelne Blättchen aufgelöst, welche die männlichen Blüten in ihren Achseln tragen, und das gleiche Verhalten habe ich bei *Euphorbia canariensis* gefunden und abgebildet. In Figur 24 sehen wir im

Querschnitt eine Gruppe von männlichen Blüten, welche durch blattartige Bildungen von einander getrennt sind. Diese Deckblätter sind hier unregelmäßig gestaltet, zum Teil seitlich verschoben und miteinander verwachsen; auch scheint das Involukrum Anteil an dem Aufbau der Schuppen zu nehmen, denn das langgestreckte Gebilde, welches sich an der Seite der ganzen Gruppe befindet, die eigentliche Schuppe, entsteht wahrscheinlich allein von Involukrum aus, und mit dieser Kommissuralbildung sind dann die Tragblätter der männlichen Blüten verwachsen. Ich glaube nicht, daß man es nach diesen Tatsachen bezweifeln kann, daß die männlichen Blüten bei manchen Arten von *Euphorbia* wirklich von Deckblättern gestützt werden, diese Tatsache aber scheint mir der beste Beweis für die im vorigen Abschnitt aufgestellte Ansicht zu sein, daß nämlich die männlichen Blüten jeder Gruppe in einem nach Art einer Doppelwickel verzweigten Sproßverband stehen.

4. Die weibliche Blüte.

An der weiblichen Blüte hat von jeher die mehr oder weniger stark ausgeprägte wulstförmige Anschwellung am Grunde des dreifächerigen Fruchtknotens das größte Interesse erregt. Dieselbe fehlt einigen Arten von *Euphorbia* vollständig, erreicht bei anderen die Höhe der Mitte des Fruchtknotens und hüllt bei *Anthostema* denselben vollständig ein. Nach Payer und Baillon haben wir es bei *Euphorbia* mit einer diskusartigen Anschwellung der Achse zu tun, wie sie auch sonst bei anderen Pflanzen verbreitet ist, dagegen glauben beide Forscher, das Gebilde bei *Anthostema* als ein wirkliches Perigon deuten zu müssen.

Da bei beiden Gattungen die Stellung die gleiche ist — die drei Zipfel des Gebildes liegen vor den Karpellen und alternieren nicht mit ihnen — und auch Übergänge zwischen der ausgeprägten Entwicklung bei *Anthostema* bis zum vollständigen Schwinden bei einigen Arten von *Euphorbia* vorhanden sind, so glaube ich, daß bei beiden Gattungen die Bildung in derselben Weise gedeutet werden muß, trotzdem sie bei *Anthostema* zeitlich vor, bei *Euphorbia* erst nach der Anlage der Karpelle entsteht. Nun spricht aber die ganze Form des Gebildes bei *Anthostema* entschieden gegen die Auffassung als Diskus und auch von Baillon wird hier die Perigonnatur anerkannt, sodaß man meines Erachtens genötigt ist, auch bei *Euphorbia* die Anschwellung als Perigon oder als Überrest eines zurückgebildeten Perigons zu deuten.

Diese Auffassung vertreten denn auch Röper, Warming, Joh. Müller und Schmitz, während Hieronymus wegen der abweichenden Entwicklung der Baillon'schen Theorie folgt und das Perigon als Diskusbildung deutet. Ich glaube, daß dieser Streit für die Auffassung des Cyathiums als Blüte oder als Blütenstand heute nicht mehr inbetracht kommt; mag man hier der einen oder der anderen Ansicht zuneigen, stets wird man durch den Bau der übrigen Teile des Cyathiums doch gezwungen, die Blütennatur zu verneinen und das Cyathium als Infloresceuz anzusehen.

Von der übrigen Entwicklung der weiblichen Blüte ist nichts bemerkenswert; ich möchte zum Schluß nur noch auf die abweichende Bildung bei *Euphorbia palustris* L. hinweisen, bei der in jedem Nucellus mehrere Macrosporen angelegt werden. Das Weitere findet sich auf Seite 35 im speziellen Teil.

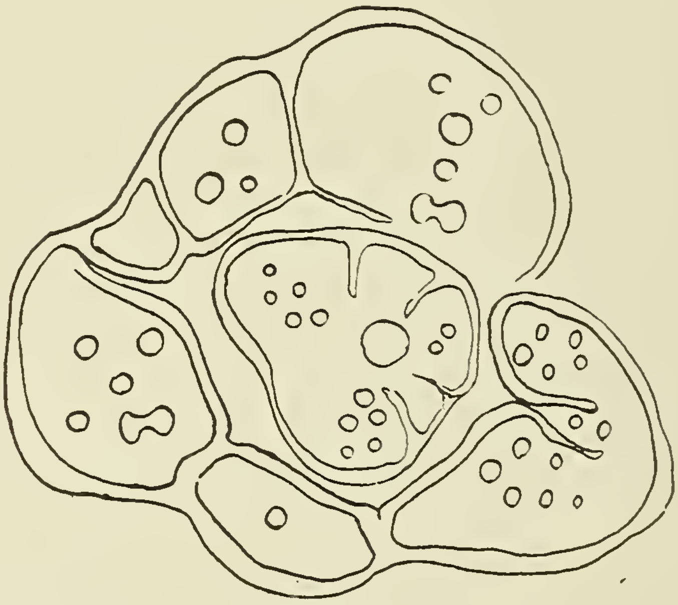
5. Cyathium und Doppelcyathium.

Wir sind in den vorigen Abschnitten zu der Ansicht gekommen, daß wir in dem Cyathium der Gattung *Euphorbia* einen Blütenstand zu sehen haben. Fünf zu einem Involukrum verwachsene Hochblätter tragen in ihren Achseln Sprosse, welche sich nach Art einer Doppelwickel verzweigen. Die Deckblätter der Seitensprosse sind sehr rudimentär und mit dem Involukrum verwachsen, oder sie sind überhaupt nicht vorhanden. Jeder Seitensproß trägt an seinem Ende eine aus einem einzigen Staubblatt bestehende männliche Blüte, welche nach ihrer Reife durch eine Gelenkbildung abgeschnürt wird und abfällt. Die Hauptachse des Cyathiums schließt mit einer weiblichen Blüte ab, die langgestielt ist und zuweilen am Grunde noch ein rudimentäres Perigon besitzt.

Fragen wir uns nun, wie sich zu dieser Deutung das Doppelcyathium verhält, jener Blütenstand, der bei *Diplocyathium capitulatum* regelmäßig am Ende der Achse erster Ordnung ausgebildet wird. Daß es sich bei diesem Gebilde um eine einfache Blüte handelt, ist von vornherein ausgeschlossen, da dasselbe aus einer fortlaufenden Spirale von Blättchen besteht, die sich zu mehreren Hüllen zusammenschließen und sämtlich in ihren Achseln männliche Blüten tragen.

Wegen des Vorhandenseins typischer Cyathien an den Seitenzweigen dieser Gattung muß sicher eine nahe Verwandtschaft mit *Euphorbia* angenommen werden, und auf keinen Fall darf man, wie Baillon es mit *Anthostema* getan hat, der neuen Gattung eine von *Euphorbia* entfernte Stellung im System zuweisen. Ein Einwand gegen den aufzustellenden Vergleich könnte dahin gemacht werden, es handele sich bei dem Blütenstand um eine Durchwachsung zweier Cyathien, wie sie bereits früher von verschiedenen Forschern als abnormale Bildung beschrieben worden ist. Röper war der erste, der eine solche Bildung bei *Euphorbia palustris* L. entdeckte. Leider findet sich in seiner „Enumeratio Euphorbiarum“ nur die kurze Angabe, daß bei einem Cyathium, dessen Stellung im Gesamtblütenstand nicht näher angegeben wird, anstatt der weiblichen Blüte ein zweites Cyathium gefunden wurde. Ich selbst habe bei derselben Art häufiger gleiche Bildungen am Ende der Achse erster Ordnung beobachtet, und da dieses Cyathium nicht selten anormal ausgebildet zu sein scheint, ist es wahrscheinlich, daß auch die von Röper gefundene Bildung dieselbe Stelle einnahm. Bei der von mir untersuchten Durchwachsung bestand das äußere Involukrum aus sechs Blättern (Fig. VI), von denen das eine aber stark vergrößert war und drei Gruppen von männlichen Blüten in seiner Achsel trug, während vier andere eine verschieden große Anzahl (sechs bis eine) Blüten ausgebildet hatten und das am höchsten stehende vollständig steril war. Alle männlichen Blüten hatten eine unregelmäßige Stellung und waren zum Teil miteinander verwachsen. Die Mitte des Involukrums, das an einigen Stellen tief zerschlitzt war, nahm ein zweites Cyathium ein, welches auf einem langen Stiel weit aus jenem ersten herausragte. Es bestand aus fünf Involukralblättern, und zwar trug von diesen das erste und zweite je fünf Blüten in seiner Achsel, das dritte dagegen nur zwei, und die beiden letzten waren vollständig steril und nur schwach ausgebildet. Die weibliche Blüte dieses Cyathiums hatte in einem Fache zwei Samenanlagen ausgebildet, war sonst aber regelmäßig gestaltet.

Diese Mißbildung erinnert an die von Weber beschriebenen und abgebildeten durchwachsenen Cyathien von *Euphorbia Gerardiana* und *pusilla*, und ich bin auch der Ansicht, daß alle diese Bildungen dieselbe Deutung erfahren müssen. Weber hatte bei der an *Euphorbia Gerardiana* beobachteten Durchwachsung gefunden, daß das äußere Involukrum („das primäre Perianth") „aus zwei getrennten Stücken bestand, von denen das eine zwei, das andere drei verschmolzenen Blättern entsprach; dann folgten elf Antheren (sogenannte männliche Blüten), deren eine doppelt war, und zwölf häutige Blättchen, sogenannte Brakteen." Das innere Cyathium bestand aus vier Blättern mit „sieben vollkommenen Staubgefäßen, vier Rudimenten und einem vollkommen normalen Pistill." Dasselbe saß auf einem langen Stiel und ragte ebenfalls wie bei dem von mir an *Euphorbia palustris* beobachteten Gebilde weit über das äußere Involukrum hinaus. Die Analogie ist also eine fast vollkommene. Von dem Anschluß der Blätter des inneren Involukrums an die des äußeren erwähnt Weber leider nichts, bei *Euphorbia palustris* konnte ich denselben auch nicht feststellen, da die unteren Blätter überhaupt nicht in einer Spirale, sondern scheinbar regellos an der Achse standen und von einem Anschluß der oberen daher nicht die Rede sein konnte.



Figur VI.

Diagramm eines bei *Euphorbia palustris* gefundenen durchwachsenen Cyathiums.

Vergleicht man diese durchwachsenen Cyathien mit dem Blütenstand von *Diplocyathium* so kann man leicht eine gewisse Ähnlichkeit zwischen beiden feststellen, dennoch aber glaube ich nicht, daß sie mit einander in Zusammenhang gebracht werden können, sondern halte beide für ganz verschiedene Bildungen. In den Durchwachsungen haben wir wirklich zwei getrennte Cyathien zu sehen, welche gewissermaßen ineinander geschachtelt sind, indem sich statt der weiblichen Blüte des einen ein zweites Cyathium entwickelte. Darauf deutet entschieden die Länge des Stieles des zweiten Cyathiums hin, derselbe ist so stark ausgebildet, daß durch ihn beide Involukren außer Zusammenhang gebracht werden. Bei *Diplocyathium* haben wir dagegen einen einheitlichen Blütenstand vor uns, bei welchem die Kontinuität der Spirale der Involukralblätter vollständig gewahrt ist und auch eine Streckung der Achse zwischen beiden Hüllen nur in ganz geringem Grade erfolgt, sodaß das obere Involukrum fast vollständig vom äußeren verdeckt wird — eine Tatsache, welche es mit erklärt, daß der abweichende Bau dieser Inflorescenz bisher nicht bekannt geworden ist. Das betreffende Stück der Achse weist bei beiden Bildungen auch ganz verschiedenen anatomischen Bau auf. Bei *Euphorbia Gerardiana* und *palustris* ist dasselbe dünn und besitzt ganz denselben Charakter, wie auch sonst im normalen Fall der Stiel der weiblichen Blüte, bei *Diplocyathium* dagegen ist es in seinem Bau, wie aus Figur 28 und 29 hervorgeht, von dem Stengel nicht verschieden, denn das Mark setzt sich mit seinen großen Interzellularen noch in dasselbe hinein fort.

Aus diesen Gründen dürften wir bei *Diplocyathium* einen Blütenstand vor uns haben, der in charakteristischer Weise vom Cyathium abweicht, sich aber doch sehr wohl mit diesem vergleichen läßt, besonders, da die Entwicklung der einzelnen Teile genau mit der bei einigen Arten von *Euphorbia* gefundenen übereinstimmt. Man kann sich den Blütenstand leicht aus dem Cyathium entstanden denken, wenn man annimmt, daß die Spirale der Involukralblätter sich noch weiter fortsetzt, sodaß mehrere Hüllen übereinander gebildet werden, ehe die weibliche Blüte entsteht. Dies ist in der Tat der einzige Unterschied zwischen beiden Blütenständen. Aus der Tatsache aber, daß eine solche Bildung wirklich bei einer mit *Euphorbia* sehr nahe verwandten Pflanze besteht, geht meines Erachtens mit zwingender Notwendigkeit die Auffassung des Cyathiums als Inflorescenz hervor. Ich wüßte wenigstens nicht, wie man die Ansicht, daß das Cyathium eine Zwitterblüte sei, die ja in neuerer Zeit wieder aufzutauchen droht, mit jenem Blütenstand von *Diplocyathium* in Einklang bringen könnte. Gleichzeitig ist aber auch in diesem ein Übergang von dem bisher ziemlich isoliert dastehenden Cyathium der Gattung *Euphorbia* zu den Blütenständen anderer *Euphorbiaceen* nachgewiesen.

Ergebnis.

1. Das Cyathium der Gattung *Euphorbia* L. ist als Blütenstand aufzufassen.

2. Die Entwicklung der Cyathien bei den einzelnen Arten der Gattung *Euphorbia* L. ist nicht die gleiche.

3. Bei der Mehrzahl der Arten der Gattung *Euphorbia* entstehen vom Cyathium zunächst die primären männlichen Blüten und zwar in einer Spirale von $^2/_5$ Divergenz, welche vom ersten Höcker nach der Achse niederer Ordnung hin gerichtet ist.

4. Die Ausdehnung dieser Spirale ist verschieden; sie kann so gering sein, daß alle Sprosse fast in gleicher Höhe stehen.

5. Nach den primären männlichen Blüten entstehen die Hüllblätter (Ausnahme: *Euphorbia meloformis* Ait.) ungefähr in entsprechender Reihenfolge; genau wird dieselbe jedoch nicht eingehalten, da die ganze Seite, an welcher der erste Sproß steht, bevorzugt sein kann.

6. Die Sprosse, welche die primären männlichen Blüten bilden, verzweigen sich zunächst dichasisch; die Seitenzweige dieser Dichasien aber bilden Wickeln (vielleicht auch Schraubeln), sodaß der ganze, in der Achsel eines Involukralblattes stehende Sproß eine Doppelwickel (Doppelschraubel) ist.

7. Die Schuppen entstehen meist am Grunde der zweiten und dritten männlichen Blüte jeder Gruppe, sie sind als deren Deckblätter aufzufassen. Sie sind verschieden stark ausgebildet und zwar im allgemeinen desto stärker, je länger die Spirale der Involukralblätter ist (cf. 4). Sie können auch vollständig fehlen.

8. Die Verwachsungsstellen der Involukralbätter können nach innen verdickt und mit den Schuppen verwachsen sein.

9. Die Nektarien am Involukrum sind als Emergenzen aufzufassen.

10. In den Samenanlagen von *Euphorbia palustris* L. werden stets mehrere Macrosporen angelegt, von denen sich jedoch nur eine vollständig ausbildet.

11. Die bisher als *Euphorbia capitulata* Rchb. beschriebene Art ist von *Euphorbia* abzutrennen und als eine besondere Gattung *Diplocyathium* anzusehen.

12. Der Blütenstand von *Diplocyathium capitulatum* ist abweichend gebaut. Er besteht aus fünfzehn bis achtzehn zu mehreren Hüllen sich vereinigenden Involukralblättern, die in einer fortlaufenden Spirale von verschiedener Divergenz stehen und in ihren Achseln in Doppelwickeln stehende männliche Blüten tragen, welche analog den Euphorbiablüten gebaut sind. Die weibliche Blüte ist auch hier endständig.

13. An den Achselsprossen der oberen Laubblätter dieser Pflanze werden typische Cyathien angelegt. Dieselben kommen aber niemals zur vollen Ausbildung.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen: *S* Schuppe, *I* Involukralblatt, *N* Nektarium, *A* Achsenseite, *St* Stützblattseite. Die Seite der Achse niederer Ordnung gibt, wenn solche vorhanden, ein kleiner Kreis mit einem Kreuz innerhalb der Kontur der Abstammungsachse an. Die Zahlen bezeichnen die Reihenfolge der Involukralblätter und ihrer Achselsprosse. 1, 1', 1'' usw., 2, 2' 2'' usw. geben die Reihenfolge der männlichen Blüten innerhalb jeder Gruppe an. *M* Makrospore, *Inv* Involukrum, *F* Fruchtblatt, *Sa* Samenanlage, ♀ weibliche Blüte, ♂ männliche Blüte. Die hellgelassenen Organe sind am Grunde abgeschnitten gedacht.

Euphorbia splendens Boj.

Fig. 1—6 Entwickelung des Cyathiums.

Taf. II, Fig. 1. Anlage der ersten primären männlichen Blüte, die zweite ist im Entstehen begriffen. Vergr. 100.

„ Fig. 2. Alle fünf primären Blüten sind angelegt. Vergr. 100.

„ Fig. 3. Am Grunde der ersten, dritten und vierten männlichen Blüte sind die Involukralblätter sichtbar; an der Außenseite an der zweiten und fünften noch nicht. Vergr. 100.

„ Fig. 4. Alle Involukralblätter sind angelegt. Ihre Achselsprosse sind in die Breite gewachsen und beginnen sich zu verzweigen. Vergr. 100.

„ Fig. 5. Die Anlage der primären männlichen Blüte jeder Gruppe hat eine 2. Blüte abgegliedert. Am Grunde der ersten und zweiten Blüte ist eine Schuppe entstanden. Vergr. 100.

„ Fig. 6. Auf der einen Seite sind die hellgelassenen Teile abgeschnitten gedacht. Es sind bereits drei, in der fünften Gruppe vier männliche Blüten entstanden. Die Schuppen sind mit dem Involukrum verwachsen Rechts sieht man die Anlagen der Nektarien und eines Karpells. Vergr. 100.

Euphorbia meloformis Ait.

Fig. 7—11 Entwicklung des Cyathiums.

Taf. II, Fig 7. Anlage des ersten Involukralblattes. Vergr. 100.

„ Fig. 8. Dasselbe hat in seiner Achsel einen Sproß gebildet, nachdem es sich vergrößert hat. Vergr. 100.

Taf. III, Fig. 9. Drei Involukralblätter sind mit ihren zugehörigen Sprossen angelegt. Vergr. 100.

„ Fig. 10. Alle fünf Involukralblätter und deren Achselsprosse sind vorhanden, letztere haben sich bereits verbreitert. Vergr. 100.

„ Fig. 11. Durch Teilung des Achselsprosses ist eine zweite männliche Blüte in jeder Gruppe entstanden. Die Deckblätter *(S)* der zweiten und dritten männlichen Blüten sind bereits angelegt. Die hell gelassenen primären männlichen Blüten sind abgeschnitten gedacht. Die drei Striche in der Mitte der weiblichen Blüte geben die Richtungen nach den Mitten der drei Karpelle an. Vergr. 100.

Euphoria globosa Sims.

Fig. 12—14 Entwicklung des Cyathiums.

Taf. III, Fig 12. Anlage eines Cyathiums. Am Primordium sind fünf primäre Höcker gleichzeitig und fast in gleicher Höhe entstanden. Vergr. 100.

„ Fig. 13. Am Grunde derselben hat sich das Involukrum angelegt.

„ Fig. 14. Die fünf primären männlichen Blüten haben je eine zweite Blüte abgegliedert. Die Deckblätter *(S)* der zweiten und dritten männlichen Blüten sind sehr rudimentär. Die erste und zweite männliche und die weibliche Blüte sind abgeschnitten gedacht. Vergr. 100.

Euphorbia corollata L.

Taf. III, Fig. 15. Junge Anlage eines Cyathiums. Die fünf primären Blüten haben seitlich die stark reduzierten Deckblätter der zweiten und dritten Blüten jeder Gruppe angelegt. Das Involukrum ist an den Verwachsungsstellen seiner Blätter stark verdickt. Vergr. 100.

Taf. V, Fig. 16. Querschnitt durch die Mitte des fertigen Cyathiums. Die Schuppen sind hier zum größten Teil vom Involukrum aus (cf. Fig. 15.) gebildet und nur etwa von der Spaltung ab von den Deckblättern der männlichen Blüten. Mikrophotographie. Vergr. 17.

Euphorbia palustris L

Fig. 17—20 Entwicklung des Cyathiums.

Taf. III, Fig. 17. Am Primordium sind drei primäre männliche Blüten angelegt. Vergr. 100.

„ Fig. 18. Alle fünf primären männlichen Blüten sind vorhanden. Vergr. 100.

„ Fig. 19. Am Grunde der ersten, zweiten, dritten und vierten ist das Involukralblatt sichtbar, am fünften noch nicht. Vergr. 100.

Taf. IV, Fig. 20. In jeder Gruppe sind drei männliche Blüten angelegt. Die Deckblätter *(S)* der zweiten und dritten befinden sich am Grunde der ersten und zweiten bezw. ersten und dritten männlichen Blüte. Die Striche in der weiblichen Blüte geben die Richtungen nach der Mitte der Karpelle an. Vergr. 100.

Taf.. V, Fig. 21. Längsschnitt durch einen Antherenträger. Der Beginn der Gliederung wird sichtbar. Mikrophotographie Vergr. 72.

„ Fig. 22. Dasselbe. Die Gliederung ist vollständig ausgebildet. Mikrophotographie. Vergr. 72.

„ Fig. 23. Längschnitt durch eine junge Samenanlage, in der zwei Makrosporen angelegt sind. Mikrophotographie. Vergr. 135.

Euphorbia canariensis L.

Taf. V, Fig. 24. Querschnitt durch den unteren Teil einer Gruppe von männlichen Blüten. Dieselben sind von Tragblättern gestützt. An der Seite befindet sich eine, wahrscheinlich vom Involukrum aus gebildete Schuppe. Mikrophotographie. Vergr. 55.

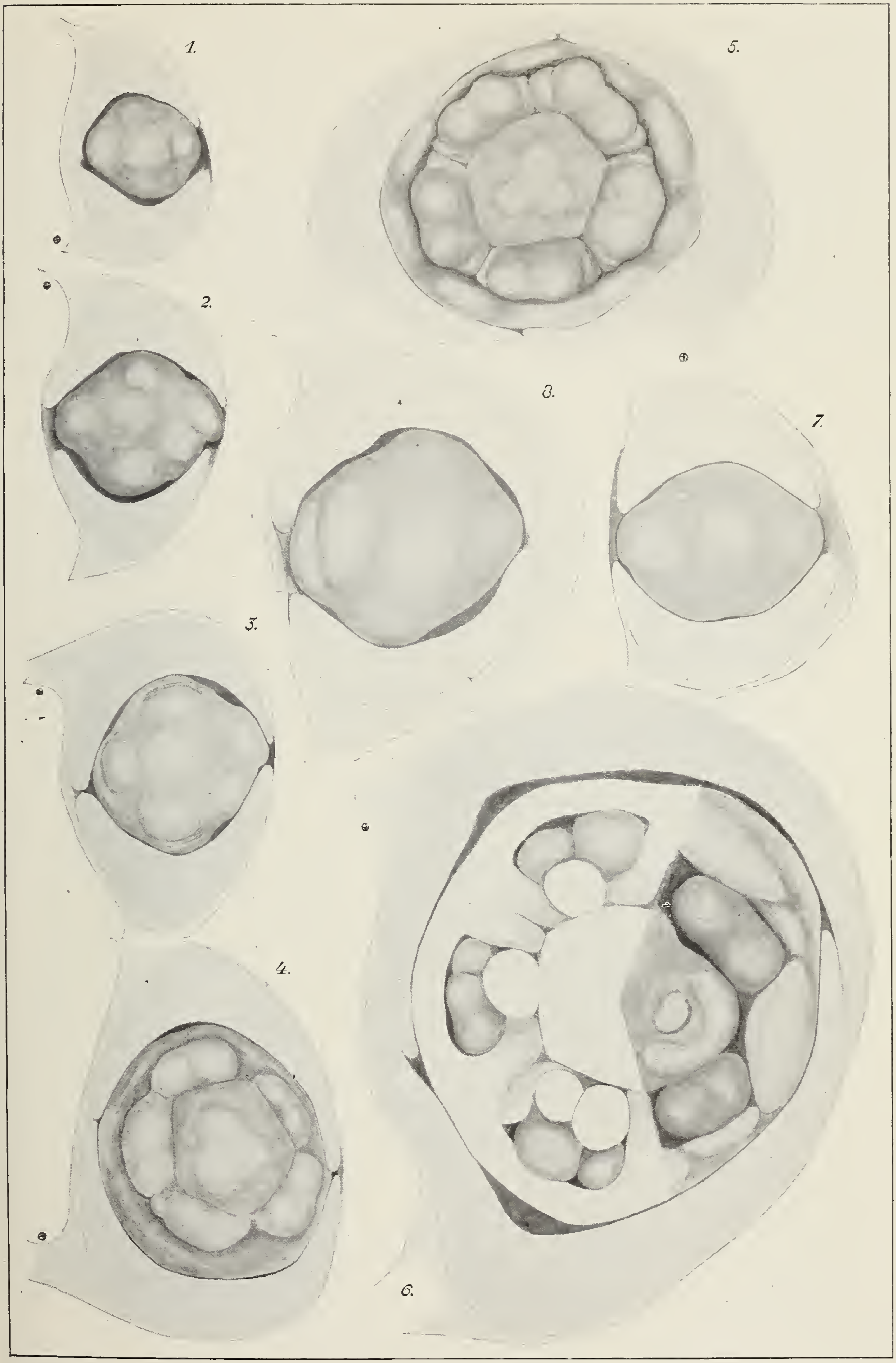
Diplocyathium capitulatum (Rchb.) mihi.

Taf. IV, Fig. 25. Junge Anlage des Blütenstandes. Acht Laubblätter (I. II usw.) stehen in $^2/_5$ Divergenz. Dann folgen in $^3/_8$ Divergenz acht größere, zum äußeren Involukrum gehörende, zum Teil verzweigte Sprosse, von denen die unteren bereits mit Hüllblättern versehen sind. Die fünf nächsten Sprosse, die zum zweiten Involukrum gehören, werden gerade angelegt. Sie stehen wieder in $^2/_5$ Stellung. Vergr. 80.

„ Fig. 26. Älteres Stadium in der Entwicklung des Blütenstandes. Acht in $^2/_5$ Divergenz stehende Laubblätter umschließen den jungen Blütenstand. Das äußere Involukrum ist abgeschnitten gedacht. Von den Achselsprossen seiner einzelnen Blätter sind je drei männliche Blüten vorhanden, am Grunde der zweiten Blüte jeder Gruppe befindet sich zuweilen eine Schuppe.

Die fünf *(I 9—I 13)* inneren Involukralblätter sind ebenfalls schon gebildet, sie sind nicht verwachsen und tragen in ihren Achseln je ein bis drei männliche Blüten. Oberhalb dieser sind noch zwei *(I 14—I 15)* kleine Blättchen mit je einem kleinen Sproß angelegt. Die drei Karpelle schließen die Spirale ab. Vergr. 80.

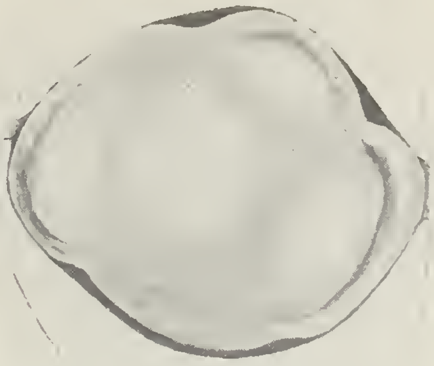
Taf. V, Fig. 27. Blütenstand von oben gesehen. Man kann das innere Involukrum innerhalb des äußeren erkennen. Phot. etwas verkleinert.



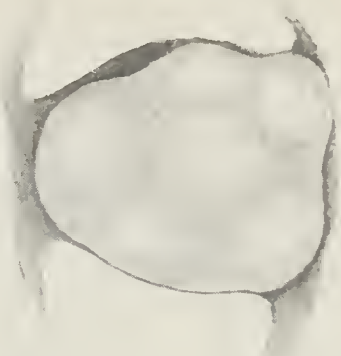
H. Schmidt.

Verlag und Druck von C. Heinrich, Dresden-N.

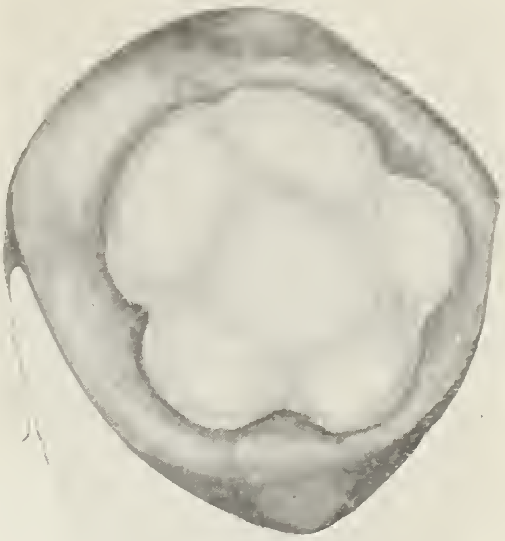
BRITISH MUSEUM



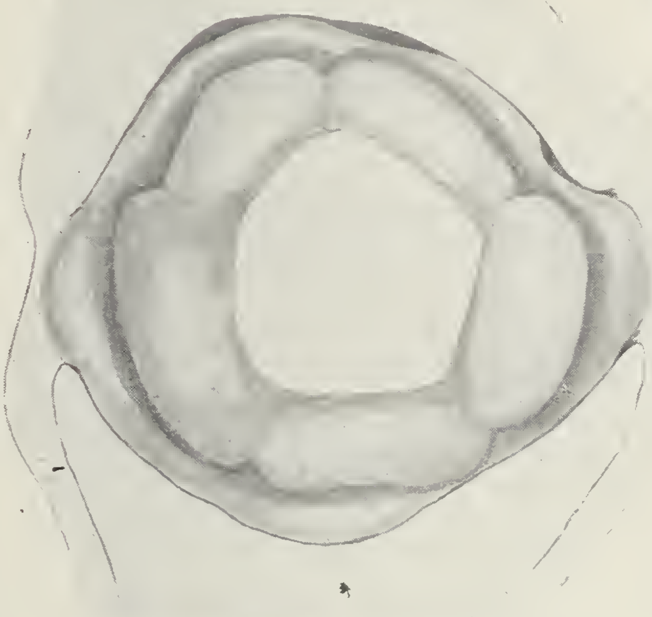
9.



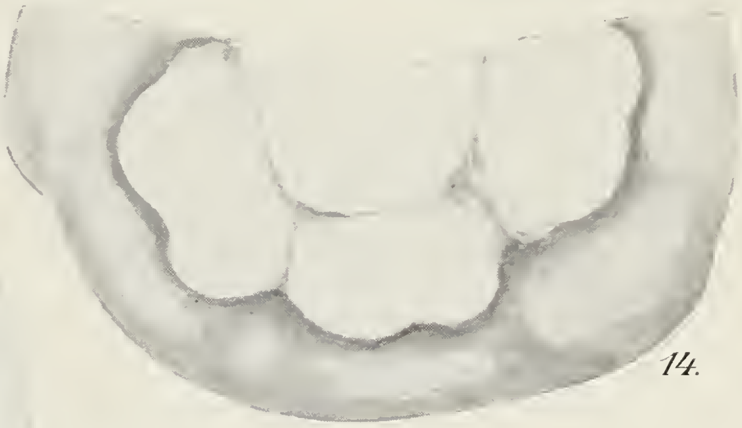
12.



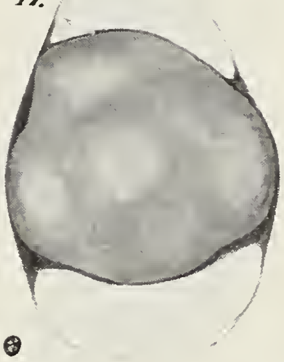
13.



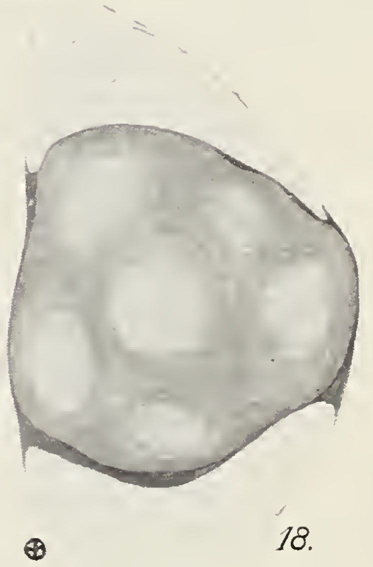
10.



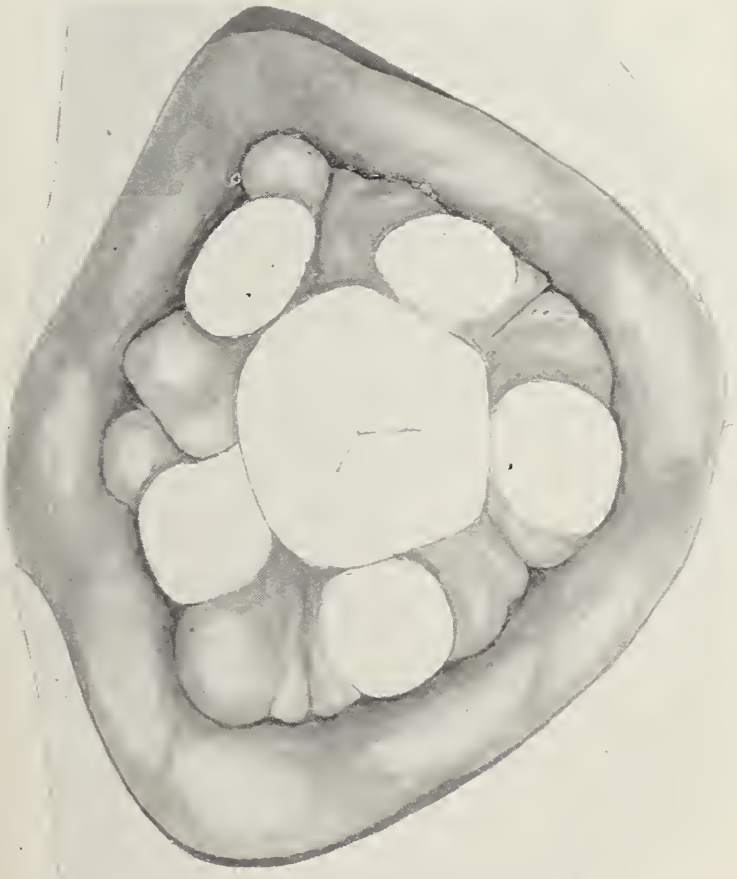
14.



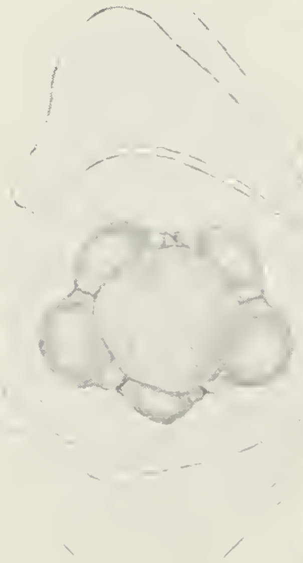
17.



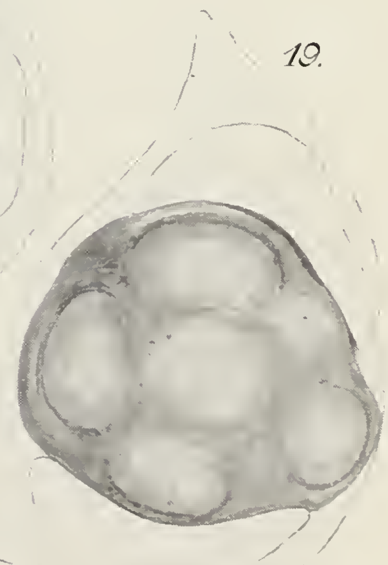
18.



11.

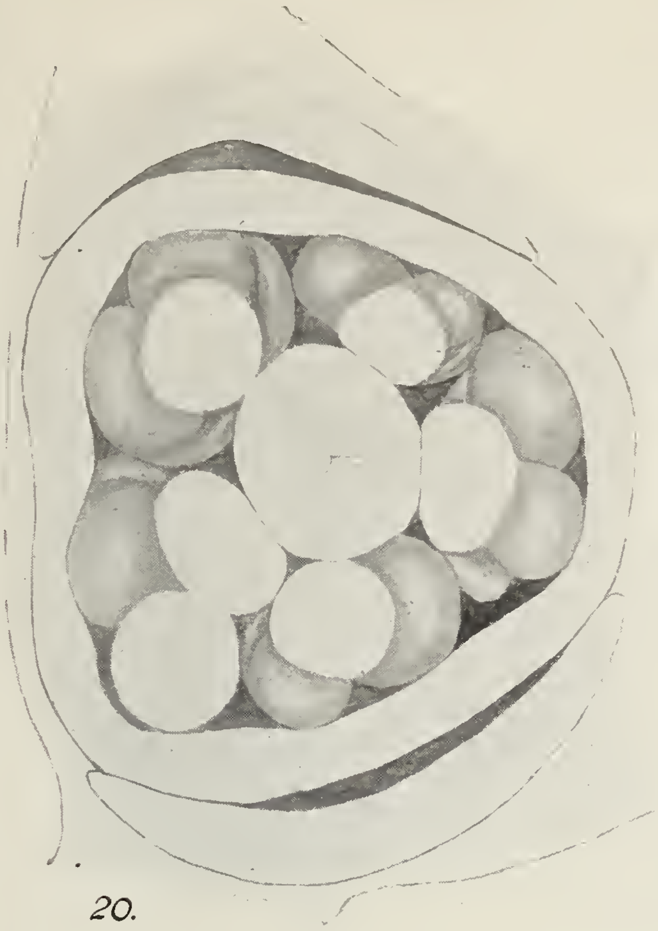


15.

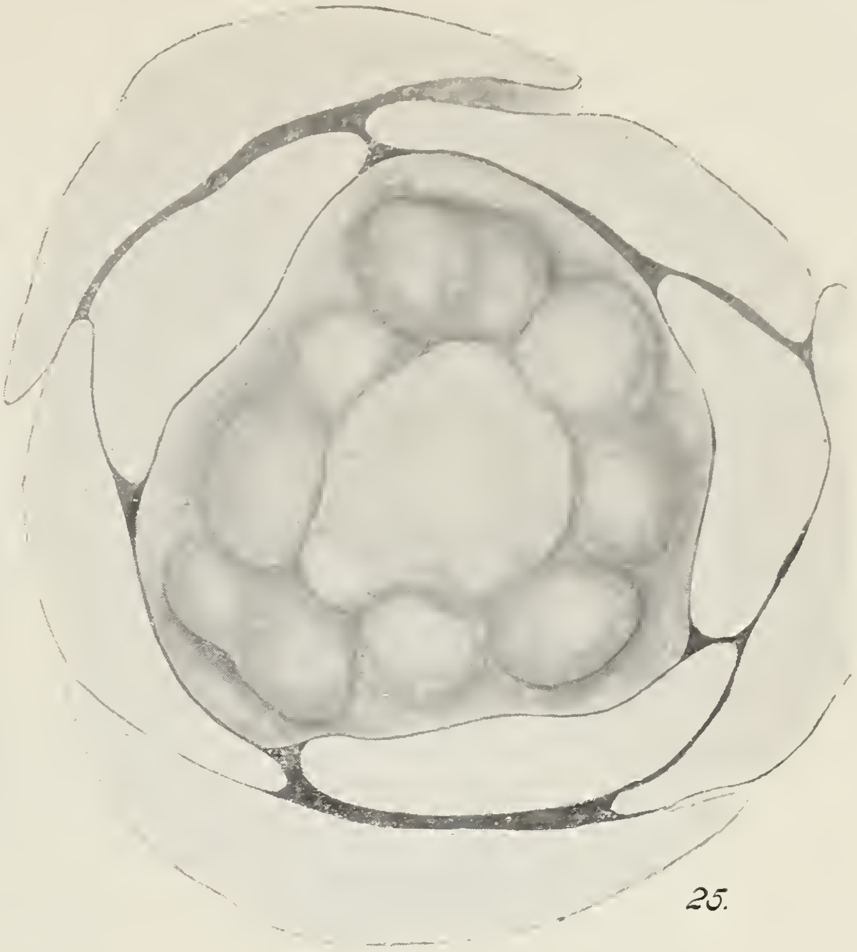


19.

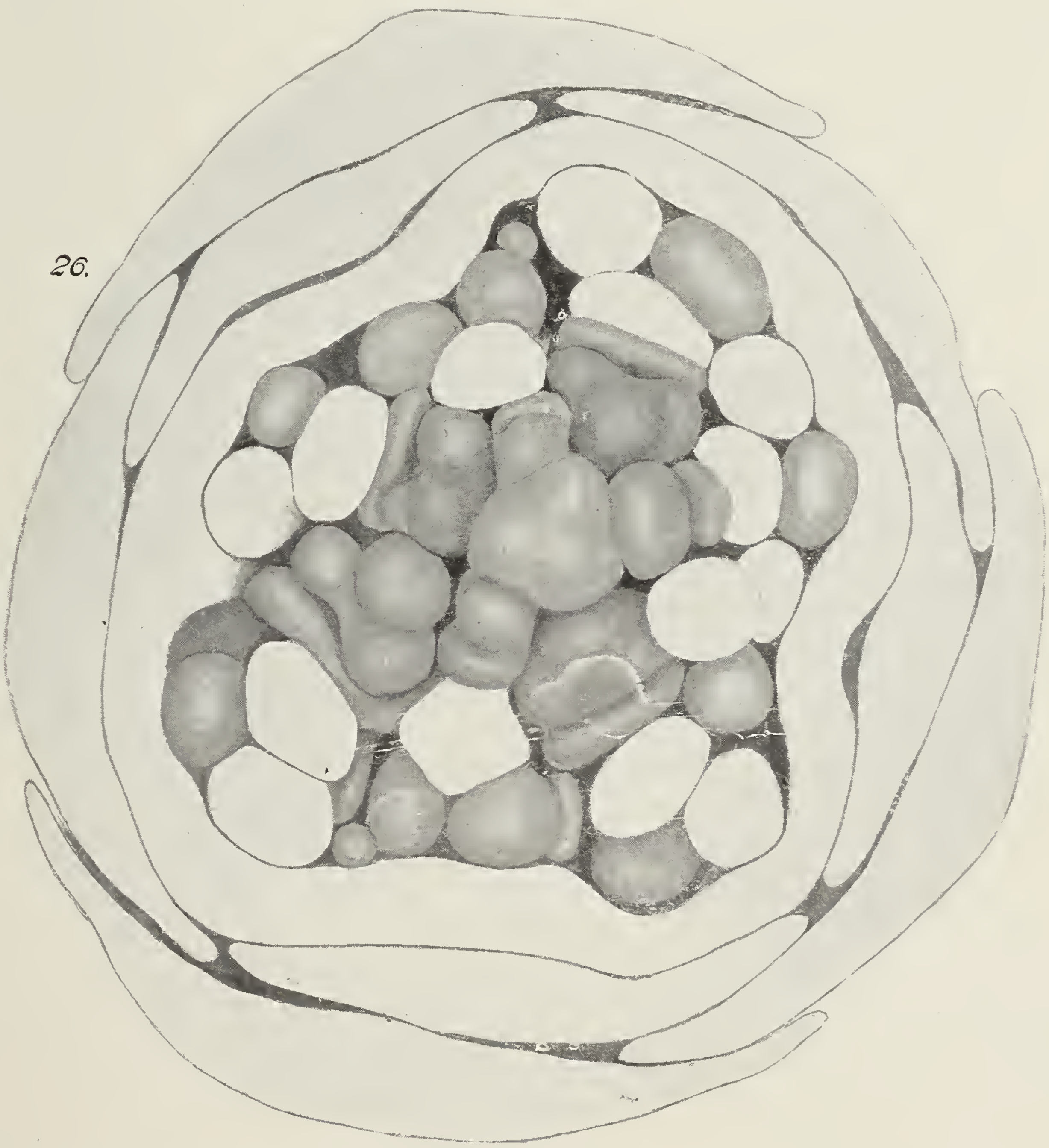
H. Schmidt. *Verlag und Druck von C. Heinrich, Dresden-N.*



20.



25.

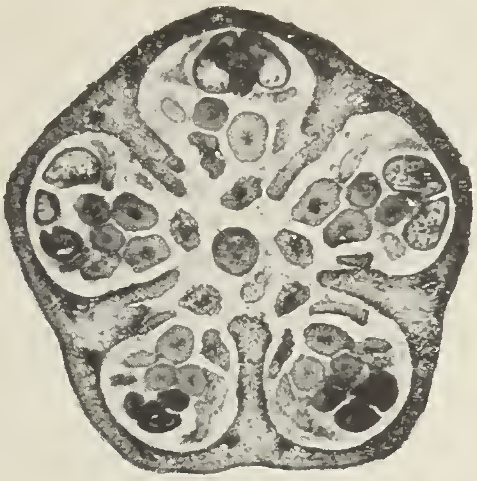


26.

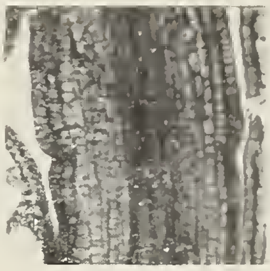
H. Schmidt.

Verlag und Druck von C. Heinrich, Dresden-N.

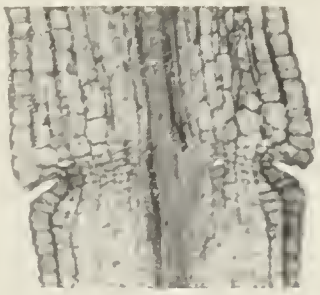
BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY



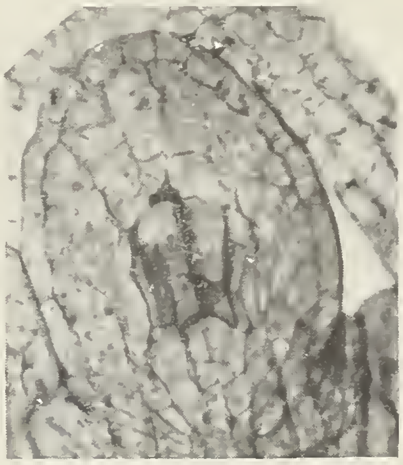
16.



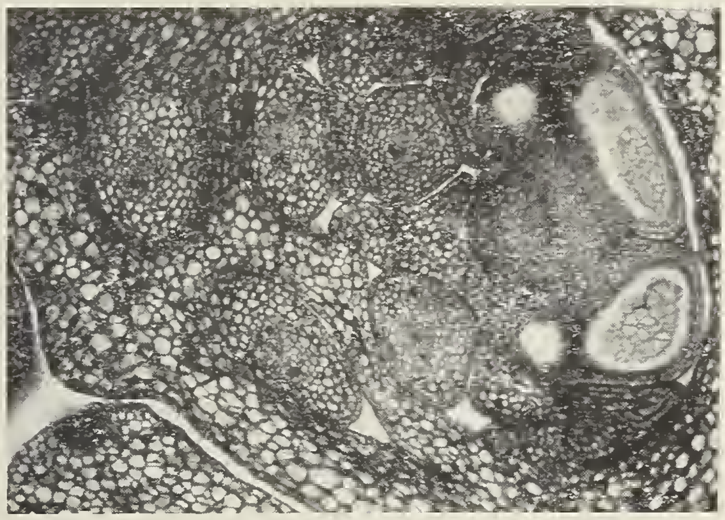
21.



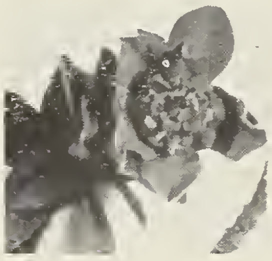
22.



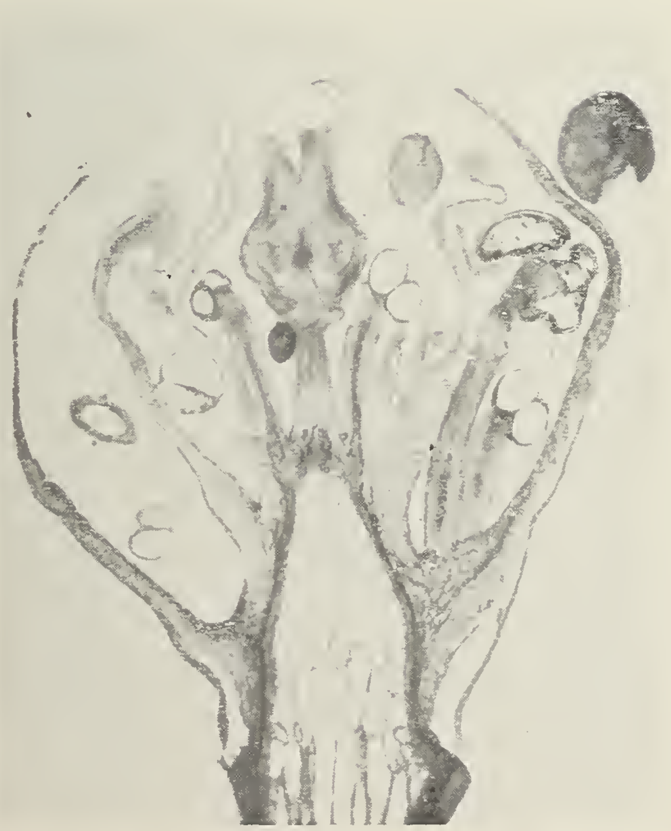
23.



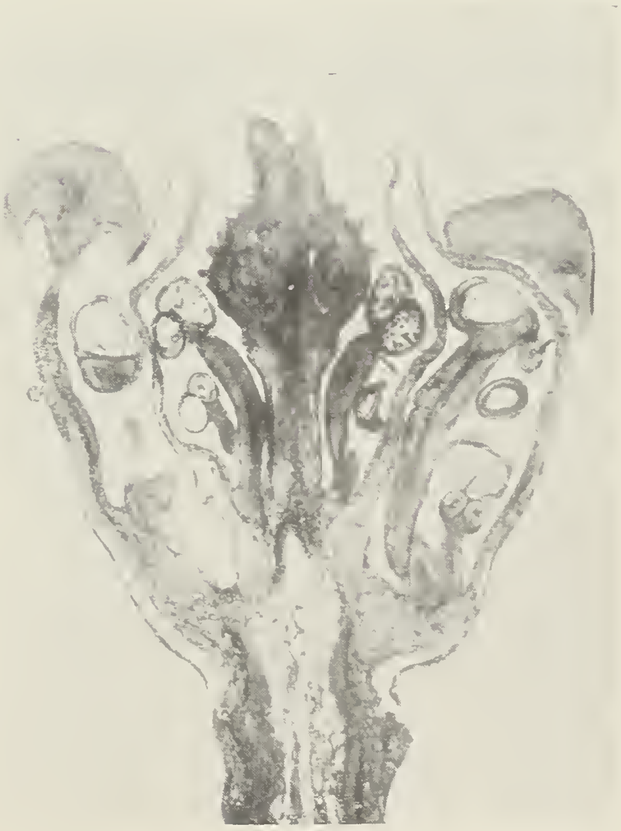
24.



27.



29.



28.

H. Schmidt.

Verlag und Druck von C. Heinrich, Dresden-N.

BRITISH MUSEUM
NATURAL HISTORY

Taf. V, Fig. 28. Längsschnitt durch den Blütenstand. Man sieht beide Hüllen mit den männlichen Blüten in ihren Achseln. Die äußeren tragen Nektarien, während die inneren an der durch den Schnitt getroffenen Stelle keine ausgebildet haben. Mikrophot. Vergr. 17.

" Fig. 29. Dasselbe. Es sind ausnahmsweise drei Involukren vorhanden, deren Blätter sämtlich männliche Blüten stützen. Das äußere und mittlere ist mit Nektarien versehen. Die Achse zwischen den Hüllen zeigt denselben Bau wie der Stengel. Mikrophotographie. Verg. 17.

Weitere Biologische Beobachtungen

von

Friedrich Hildebrand.

Mit einer Abbildung im Text.

1. Über die Umwandlung von Linum perenne in Linum austriacum.

Als ich vor einigen Jahren in „Beihefte zum Botanischen Centralblatt". 1902. Seite 333, einen Vergleich anstellte zwischen *Linum perenne* und *Linum austriacum,* beruhte dieser auf Beobachtungen, welche ich an Pflanzen gemacht hatte, deren Samen ich im botanischen Garten von Stockholm von *Linum perenne* persönlich abgenommen hatte, und solchen von *Linum austriacum,* welche seit längeren Jahren im botanischen Garten von Freiburg kultiviert worden waren. Inzwischen ist nun eine merkwürdige Umänderung an den im Freiburger botanischen Garten gezogenen Pflanzen von *Linum perenne* eingetreten, welche ich — obgleich noch längere und zahlreichere Beobachtungen zu machen sind — schon jetzt zur allgemeinen Kenntnis bringen möchte, um die Aufmerksamkeit anderer auf diesen Gegenstand zu lenken und sie zu veranlassen, Beobachtungen darüber anzustellen, ob auch an anderen Orten die im Freiburger botanischen Garten vorgekommenen Umwandlungen sich zeigen.

Der hauptsächliche Unterschied zwischen *Linum austriacum* und *Linum perenne* liegt bekanntlich darin, daß bei ersterem die Früchte hängende sind, bei letzterem straff aufrecht stehen; die Merkmale an den Kelchblättern sind mehr nebensächlich und erscheinen bei näherer Beobachtung veränderlich und nicht so charakteristisch, wie ich vorher glaubte. Die Pflanzen nun, welche ich aus Samen erzog, die ich im botanischen Garten von Stockholm an *Linum perenne* abgenommen hatte, zeigten alle in den ersten Jahren aufrechte Früchte. Von diesen wurden nun die Samen — welche auch im Tauschverkehr an verschiedene andere botanische Gärten versandt wurden — gesät, und die aus letzteren erwachsenen

Pflanzen trugen nun in diesem Jahre 1906 nicht aufrechte, sondern alle hängende Früchte. Ich würde nun an eine Verwechslung bei der Aussaat oder beim Auspflanzen gedacht haben, wenn ich nicht persönlich die aufrechtstehenden Kapseln an den aus dem Stockholmer Samen erwachsenen Pflanzen von *Linum perenne* abgenommen, die darin enthaltenen Samen selbst ausgesät, und die Sämlinge selbst ins freie Land gesetzt hätte.

Zur Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinung könnte man zwar die Vermutung aufstellen, daß die betreffenden Sämlinge des *Linum perenne,* welche alle hängende Früchte hatten, durch Bastardierung mit den, wenn auch in ziemlich großer Entfernung von den Stammpflanzen stehenden Exemplaren von *Linum austriacum* entstanden seien; anders verhält sich jedoch die Sache bei denjenigen Pflanzen von *Linum perenne,* welche aus dem Stockholmer Samen erzogen waren, und in den ersten Jahren nur aufrechte Früchte trugen. Von diesen Pflanzen waren in diesem Frühjahre noch fünf übrig, und ich war nun nicht wenig erstaunt, als ich bemerkte, daß von den fünf Pflanzen nur drei mit aufrechten Früchten, wie früher, versehen waren, die andern beiden hängende Früchte im Sommer trugen, in diesem Merkmal also vollständig dem *Linum austriacum* glichen. Mit dieser Umänderung war auch eine Umänderung in der Fruchtbarkeit eingetreten; denn während ebenso, wie auch in früheren Jahren, die daneben stehenden drei Pflanzen nur spärliche aufrechte Früchte getragen hatten, war bei diesen beiden fast aus jeder Blüte eine hängende Kapsel entstanden.

Höchst interessant und bemerkenswert war nun im Herbst die Erscheinung, daß Ende September an einer der beiden betreffenden Pflanzen, welche bis dahin nur hängende Kapseln gebildet hatten, einige beinahe aufrechte Kapseln sich zeigten. Hierdurch wird es ersichtlich, daß jeder Zweifel an der Richtigkeit der Beobachtung, und jeder Gedanke an eine von mir gemachte Verwechselung zurückzuweisen ist.

Es wird nun die Aufgabe späterer Beobachtungen sein, zu erfahren, ob die drei noch übrigen Linum-Exemplare mit aufrechten Früchten im nächsten Jahre gleichfalls hängende Früchte, wie ihre zwei Geschwister in diesem Jahre es getan haben, tragen werden, namentlich aber zu erkunden, wie sich die weiteren aus hängenden und aus aufrechten Kapseln erzogenen Sämlinge verhalten werden. Die Beobachtungen sind also durchaus noch nicht abgeschlossen, und ich habe das Vorstehende nur mitgeteilt, um, wie schon oben gesagt wurde, andere auf diese interessante Erscheinung aufmerksam zu machen und zu den betreffenden Beobachtungen zu veranlassen. Sehr wahrscheinlich ist es, daß auch an anderen Orten sich das *Linum perenne* in das *Linum austriacum* teils direkt, teils in den Sämlingen umwandeln wird und umgewandelt hat, wodurch es sich denn auch erklären ließe, daß in den botanischen Gärten fast überall auf den Kulturfeldchen mit der Bezeichnung „*Linum perenne*“ das *Linum austriacum* steht.

2. Über den Einfluss niederer Temperaturen auf die Färbung von Blättern und Blüten im Frühjahr und Herbst 1906.

Die Temperaturverhältnisse und namentlich die schroffen Umschläge von hohen zu niederen Temperaturen sind in diesem ablaufenden Jahre hier in Freiburg i. B., wie ja auch an vielen anderen Orten, sehr auffällige gewesen. Im Frühjahr folgte auf schon hohe Temperaturen eine starke Erniedrigung derselben, und namentlich im Herbst folgte auf die 35° C. des 7. September nach einigen Tagen ein starkes Fallen der Temperatur, zuerst auf 6° des Morgens, und dann am 19. auf nur 3°, bis am Morgen des 27. und 28. dieselbe beinahe den Gefrierpunkt erreichte. Unter diesen Umständen kam ich, ohne Experimente anzustellen, dazu, in freier Natur weitere Beobachtungen darüber zu machen, welchen Einfluß die Temperaturerniedrigung auf die Farbe auch von Laubblättern, namentlich aber auf die der Blüten hat, und es scheint mir geeignet, auf diesen Punkt noch einmal zurückzukommen, um dadurch meine im vorletzten Jahre (Berichte der deutsch. botanischen Gesellschaft 1904, S. 473) gemachten Mitteilungen zu erweitern, besonders auch zu zeigen, daß die damals beobachteten Farbenveränderungen, durch Temperaturerniedrigungen hervorgebracht, in diesem Jahre ganz dieselben waren, woraus hervorgeht, daß die Farbe sich wohl immer so verhalten wird.

Nur einige kurze Bemerkungen seien über die an Laubblättern beobachteten Farbenveränderungen gemacht, wie sie sich Anfang Mai dieses Jahres nach starker Erniedrigung der Temperatur zeigten.

Alle Exemplare von *Pelargonium inquinans*, welche schon Ende April ins Freie gebracht und dort der Sonne stark ausgesetzt waren, veränderten hier trotz der stärkeren Belichtung nicht ihre Farbe, sondern zeigten nur die braunrote Zone auf grünem Grunde. Als aber Anfang Mai die Temperatur stark sank, wurde alsbald die ganze Oberfläche der Blätter gleichmäßig braunrot. Die ganz gleiche Farbe nahmen diese nachher wieder grün gewordenen Blätter an, als im Herbst die plötzliche starke Erniedrigung der Temperatur eintrat.

Ein ähnliches Verhalten zeigten die Blätter von *Pelargonium zonale*, in der Gartenform Königin Olga. Die Gesamtoberfläche der Blätter wurde hier jedoch etwas heller braunrot, als bei den beobachteten Exemplaren von *Pelargonium inquinans*. Nur an der Basis behielten diese Blätter grüne Stellen, was vielleicht daher kam, daß sie hier nicht flach ausgebreitet, sondern etwas gefaltet und daher einer nicht so starken Auskühlung durch Ausstrahlung ausgesetzt waren.

Bei *Heuchera sanguinea*, wo vorher die Blätter gleichmäßig grün gefärbt waren, zeigten sich Anfang Mai die Nerven und deren Umgebung braunrot gefärbt.

Namentlich war aber *Ranunculus acer* interessant, indem bei diesem fast alle Pflanzen, welche einen freien, der Ausstrahlung stärker ausgesetzten Standort hatten, an der Basis ihrer Blätter einen dunkelbraunen Spiegel und kleine braune Flecken an den Einbuchtungen der Blattlappen zeigten, während die Blätter von Exemplaren, welche nicht so stark der Abkühlung ausgesetzt waren, gleichmäßig grün blieben. Übrigens ist zu bemerken, daß auch manchmal zwischen Exemplaren des *Ranunculus acer,* welche gleichmäßig grüne Blätter haben, solche vorkommen, deren Blätter die soeben genannte braune Zeichnung besitzen; es läßt sich dies vielleicht dadurch erklären, daß diese Exemplare empfindlicher gegen Temperaturerniedrigungen sind, als die neben ihnen stehenden. Es erwies sich aber eine solche Disposition nicht als erblich: von einem in der Sonne isoliert stehenden Exemplar mit braun gezeichneten Blättern wurden Sämlinge erzogen, welche alle die normalen fleckenlosen Blätter zeigten.

Daß im Allgemeinen zur Herbst- und Winterszeit die Braunfärbung der Blätter nicht durch geringere Lichtintensität, sondern durch die Erniedrigung der Temperatur hervorgebracht wird, ist ja eine bekannte Sache; als interessantes Beispiel sei nur *Azolla caroliniana* angeführt. Wenn dieselbe im Herbst aus dem Freien in das wärmere, aber lichtärmere Gewächshaus gebracht wird, so behält sie ihre grüne Farbe; läßt man sie aber in der früheren helleren Beleuchtung im Freien, so färbt sie sich bei sinkender Temperatur dunkelbraunrot. Sie ist ein sehr geeignetes Objekt, um den Einfluß der Temperatur auf die Färbung der Blätter zu zeigen.

Von etwas mehr Interesse, als die vorstehenden Beobachtungen dürften diejenigen sein, welche ich in diesem Jahre inbezug auf die durch Temperaturerniedrigung hervorgetretene Veränderung der Farbe an einigen Blüten gemacht habe, welche namentlich zeigen, daß eine Temperaturerniedrigung sowohl eine leuchtendere Farbe hervorbringen kann, wie auch eine weniger leuchtende, als diejenige ist, welche die Blüten bei der höheren Temperatur besitzen. Diese Tatsachen sind insofern namentlich von Bedeutung, als sie zeigen, daß die Blüten bei den einzelnen Pflanzenarten inbezug auf das Beeinflußtwerden ihrer Farben durch äußere Verhältnisse sich ganz verschieden verhalten können, sodaß man durchaus nicht berechtigt ist, allgemeine, überall gelten sollende Behauptungen auf diesem Gebiete aufzustellen. Die Pflanzen sind eben lebende Wesen und reagieren nicht gleichmäßig auf die gleichen äußeren Einflüsse. So verhielten sich auch, wie schon soeben gesagt, die Blüten ganz verschieden bei Temperaturerniedrigungen, die einen bekamen leuchtendere Farben, die anderen mattere, als sie vorher hatten. Dies ließ sich in diesem Jahre sowohl im Frühling, als auch im Herbst beobachten.

Bei *Glycine sinensis* waren in diesem Frühjahr diejenigen Blüten, welche Ende April und Anfang Mai bei einer ungewöhnlich niedrigen Temperatur aufgingen, von einem gegenüber ihrer sonstigen Farbe auffallend matten und hellen Violett. Erst als die Temperatur sich wieder hob, wurden die schon aufgeblühten und nun noch sich entfaltenden Blüten leuchtend violett.

Bei *Anemone blanda* waren Ende April die Blüten viel heller blau als sonst, und diejenigen von *Anemone apennina* waren fast weiß, sodaß man hätte meinen können, man habe eine ganz andere Spezies oder eine weißblütige Varietät vor sich. Dieselben Exemplare hatten aber im vorigen und in früheren Jahren zu gleicher Zeit, nur bei normal höherer Temperatur, eine schön hellblaue Blütenfarbe.

An *Cercis Siliquastrum* gingen die Blüten im Freiburger botanischen Garten erst Anfang Mai, zur Zeit der erniedrigten Temperatur auf, und hatten nun eine ganz bleichrote Farbe, im Gegensatz zu dem leuchtenden Dunkelrosa, welches sie sonst zeigen.

Von *Primula acaulis* wird seit einigen Jahren in den Gärten eine Form kultiviert, deren Blüten ein leuchtendes Himmelblau, bald heller, bald dunkler, zeigen, Übergangsstufen vom hellen Blau des Vergißmeinnichts zum dunklen Blau der Kornblume. An dem im Freiburger botanischen Garten kultivierten Exemplaren war nun Ende April das sonst an ihnen beobachtete Blau der Blüten ein ganz auffallend helles; es wurde an den folgenden Blüten wieder dunkler, als die Temperatur höher stieg.

Zu diesem Hellerwerden der Blüten bei niederer Temperatur im Frühjahr traten die Blüten von *Forsythia suspensa* in einen sehr auffallenden, interessanten Gegensatz. Dieselben kamen nämlich diesmal schon Ende März, durch eine zeitig höhere Temperatur hervorgelockt, zum Blühen und zeigten nun bei der wieder erniedrigten Temperatur ein ganz auffallend dunkleres Zitronengelb als sonst, welches nicht nur mir, sondern auch andern auffiel, also doch wohl nicht auf Einbildung meinerseits beruhte. Ein direkter Vergleich mit der Blütenfarbe, wie sie dieselben Büsche in früheren Jahren gezeigt hatten, war natürlich nicht möglich.

Vor dem Übergehen zu den im Herbst bei Temperaturveränderungen beobachteten Farbenveränderungen an Blüten möchte ich erwähnen, daß die Centifolienrosen, welche hier in Freiburg bei ihrem Blühen im Juni ein viel helleres Rot zeigen, als in Norddeutschland, in diesem Jahre bei dem gegen sonst kühleren Wetter, namentlich kühleren Nächten, denen sie während ihrer Blütezeit ausgesetzt waren, ein so leuchtendes Rosa annahmen, wie ich es vorher hier noch nicht beobachtet hatte.

Auch dürfte hier die Erwähnung der Beobachtung einen Platz finden, welche jedenfalls auch schon viele andere gemacht haben, daß namentlich die in den Gärten der Hochalpen, z. B. in Pontresina, Davos, Chamounix, Andermatt, kultivierten Gartenblumen, wie Levkojen, Rittersporn, besonders auch Begonien, eine viel leuchtendere, dunklere Farbe zeigen, als die in der Ebene kultivierten gleichen Pflanzen. Nach der landläufigen Ansicht wird diese intensive Farbe der Einwirkung des Lichtes zugeschrieben, aber jedenfalls spielt auch die Temperatur hierbei eine große Rolle, wenn sie nicht gar in einzelnen Fällen die einzige Ursache ist, ebenso wie bei dem Öffnen der Blüten von Tulpen, Crocus etc.

Weitere Beobachtungen, welche die Einwirkung der Temperatur auf die Farben der Blüten feststellen, sind folgende:

Die Rosensorte *Madame Marie van Houtte* zeichnet sich dadurch aus, daß ihre äußeren Blütenblätter rosa angehaucht sind, die inneren beim Aufblühen gelb; beim Abblühen bekommen auch diese dann manchmal einen leuchtend roten Anflug. Sehr auffallend war nun die Blütenfarbe in der Kälteperiode des letzten Septembers: die äußeren Blätter der in derselben aufgehenden Blüten waren von Anfang an leuchtend rot, die inneren hellrot, und diese letzteren nahmen nun allmählich, wo sie nachts einer sehr niederen Temperatur ausgesetzt waren, ganz die leuchtend rote Farbe an, wie die äußeren, welche Farbe man im Sommer niemals im Zentrum dieser Blüten beobachtet, wo doch jedenfalls das Licht ein bedeutend intensiveres ist, als zur Herbstzeit, sodaß also dieses, zumal jene Septembertage ziemlich trübe waren, nicht die Ursache zu der dunkelroten Färbung der inneren Blütenblätter der Rose *Marie van Houtte* gewesen sein kann; allein die niedere Temperatur hatte diese intensivere Färbung bewirkt. Ebenso zeigten bei der niederen Temperatur die Blüten einer *La France*-Rose ein so leuchtendes dunkles Rosa bis in ihr Innerstes hinein, wie es bei höheren Temperaturen im Sommer niemals vorkommt.

Auch Pflanzen von *Astrantia maior*, welche Ende September zur Zeit der starken Temperaturerniedrigung noch einmal blühten, zeigten an ihren Blüten einen auffallenden Einfluß dieser niederen Temperatur, indem dieselben, gegenüber dem fast reinen Weiß oder sehr hellen Rosa der Sommerblüten, mehr oder weniger dunkelrosa an allen Teilen gefärbt waren; besonders hatte auch das Involukrum die rosa Farbe angenommen.

An einem Busch von *Veronica speciosa*, welcher im Freien ausgepflanzt stand, hatten beim Aufgehen die Blüten ein viel dunkleres Violett als sonst, und diese Blüten wurden auch beim Abblühen nicht so hell, wie bei den höheren Temperaturen des Sommers.

Eine ähnliche Erscheinung der Intensität der gelben Farbe, wie sie sich in der Kälteperiode des Frühjahrs bei *Forsythia suspensa* zeigte, ließ sich Ende September an gelbblütigen Exemplaren von *Portulacca grandiflora* beobachten, nur noch auffälliger. Die Blüten zeigten hier nämlich nicht nur anstatt der früher zitronengelben Farbe die Farbe der Orangen, sondern ihre Blätter waren mit einem mehr oder weniger breiten blutroten Rande umzogen, was denselben ein sehr auffälliges Aussehen gab. Einen Versuch, diese Abänderung der Farbe wieder hervorzurufen, könnte man in den Gärten hochalpiner Orte vornehmen; es ist aber, wie auch bei vielen anderen für solche Experimente geeignet erscheinenden Pflanzen zu befürchten, daß die *Portulacca grandiflora* wegen der allgemein zu niederen Temperatur nicht gedeihen wird.

Oben wurde der durch erniedrigte Temperatur verursachten Farbenveränderung der blaublütigen Pflanzen von *Primula acaulis* Erwähnung getan, wie es in diesem Frühjahr zu beobachten war. Auch an den, wie dies ja oft bei Frühlingsblühern geschieht, diesmal im Herbst erscheinenden Blüten zeigte sich an einem Exemplar eine Farbenveränderung, aber in ganz anderer Weise, als im

Frühjahr. Bei den Blüten desselben war nämlich nicht, wie im kalten Frühjahr, das Blau heller geworden, sondern an seine Stelle war eine dunkel violettbraune Färbung getreten.

Sehr eigentümlich verhielten sich Mitte September die bei + 6° aufgehenden Blüten der neuerdings in die Gärten eingeführten *Impatiens Holstii.* Beim Aufgehen zeigten diese Blüten zwar wie sonst die gleichmäßige, leuchtend zinnoberrote Farbe, indem in der Knospe die niedere Temperatur auf sie noch nicht hatte einwirken können. Als sich aber die Blütenblätter ausgebreitet hatten, färbte sich ihr Rand bläulich rosa, welche Farbe mit unregelmäßiger Grenze in das nicht mehr so wie früher leuchtende Zinnoberrot der unteren Teile der Blütenblätter überging.

Am auffälligsten wurden aber die Farbenveränderungen an den Blüten der schon früher besprochenen *Ipomoea*-Arten in diesem Herbst zum zweitenmale beobachtet, und diese wiederholte gleiche Beobachtung festigt, wie schon oben gesagt wurde, die Behauptung, daß die Temperatur hier eine Rolle bei der Färbung der Blüten spiele. Es sei daher auf diese Fälle noch einmal, teils auch etwas näher, als früher geschehen, eingegangen.

Von *Ipomoea Learii* führte ich schon früher, l. c. S. 471, an, daß ihre Blüten gewöhnlich beim Aufgehen am frühen Morgen ein leuchtendes Dunkelviolett (in einem Zitat in Pringsh. Jahrb. 1906, S. 158, heißt es, wohl nur durch Übersehen eines Druckfehlers, „leuchtend dunkelrot“, welche Farbe aber die betreffenden Blüten zu keiner Zeit haben), zeigen, welche Farbe dann beim Abblühen in ein bläuliches Rot übergehe, daß aber die Blüten im September des vorigen Jahres, wenn sie sich bei 2° geöffnet hatten, sogleich die letztere Farbe, manchmal sogar die rein rosenrote, gezeigt hätten.

Ganz die gleichen Beobachtungen ließen sich auch in diesem letzten September machen. Dieselben wurden zwar genau an den einzelnen Tagen aufgezeichnet, es erscheint aber überflüssig, die ganze Beobachtungsreihe anzuführen; das Resultat genügt. Nur eine Beobachtung sei näher angeführt: Eine der betreffenden Pflanzen stand nämlich so, daß ein Teil ihrer Blüten ganz frei der Ausstrahlung ausgesetzt lag, ein andrer aber unter einem glasbedeckten schützendem Vordach des Gewächshauses sich befand. Hier ließ sich nun sehr offenkundig der Einfluß der niederen Temperatur erkennen, denn die Farbe der unter dem Dach aufgehenden Blüten war bei 5° im Freien beinahe der normalen Farbe der Blüten von *Ipomoea Learii* gleich, wenn auch nicht ganz so dunkelviolett und schon etwas näher zum Roten neigend, während die unbedeckt aufgehenden Blüten eine fast rosenrote Farbe hatten, ähnlich denen von *Lychnis Githago.* Diese Farbe zeigte sich auch an allen denjenigen Blüten, welche, wenn auch nicht sehr zahlreich, am Morgen des 26. September aufgingen, wo die Temperatur beinahe auf 0° gesunken war. Die Blüten, welche zu gleicher Zeit an einem im Gewächshaus kultivierten Exemplar von *Ipomoea Learii* sich entfalteten, zeigten dort vollständig die normale dunkelviolette Farbe. Hiernach war es interessant, zu gleicher Zeit drei verschiedene Farben an den Blüten von *Ipomoea* vergleichend beobachten zu können, verschieden dadurch, daß die Blüten sich bei drei verschiedenen Temperaturen geöffnet hatten. Als am 3. Oktober die Temperatur plötzlich auf 12° des Morgens stieg, zeigten auch alle im Freien aufgehenden Blüten die normale dunkelviolette Farbe.

Bei *Ipomoea Nil,* wo die Blüten gewöhnlich ein gleichmäßiges, schönes, helles Himmelblau zeigen, waren dieselben Mitte September violettblau gefärbt, und hatten fünf, dem Roten sich nähernde Streifen an den Stellen, welche in der Knospenlage frei nach außen sich befinden, also der Abkühlung vor dem Aufgehen der Blüten mehr ausgesetzt sind.

Besonders stark beeinflußt durch die Temperatur zeigte sich auch wieder in diesem Herbst die Farbe der Blüten bei *Ipomoea rubro-coerulea,* worüber ich genauere Aufzeichnungen machte, als in den früheren Jahren. Hier zeigte sich besonders auch der Einfluß, welchen die Temperatur auf das Öffnen der Blüten hat. Bei normalem Herbstwetter, wo hier in Freiburg die Temperatur des Morgens meist nicht unter 10° sinkt, sind die Blüten schon vor 7 Uhr vollständig geöffnet und zeigen ihre prachtvolle himmelblaue Farbe ganz rein. Als nun vom 16. September ab die Temperatur des Morgens nur 5°, manchmal sogar nur 3° über Null betrug, da waren die Blüten um $^1/_2$8 Uhr noch fast geschlossen, und öffneten sich erst gegen Mittag; im Zusammenhange hiermit schlossen sie sich auch viel später als sonst, nicht schon bis zum Morgen des nächsten Tages, sondern erst an dessen Nachmittag.

Die des Morgens bei der niedrigen Temperatur sich noch öffnenden Blüten waren zu dieser Zeit violettrot gefärbt; die fünf Streifen, welche in der Knospenlage frei nach außen, also der Abkühlung mehr ausgesetzt, liegen, fast rosa. Nach dem Aufgehen färbten sich dann die früheren violettroten Stellen, wenn die Temperatur gegen Mittag stieg, rein himmelblau, während die früher rosa gefärbten Streifen violettrot wurden; blieb aber die Temperatur eine niedrige, so nahmen die Blüten überhaupt nicht die normale Farbe an, sondern blieben violettrot, bis sie sich schlossen, was dann erst am folgenden Vormittag stattfand. Eine Blüte wurde sogar beobachtet, welche erst am dritten Tage sich schloß. Am 25. September, wo die Temperatur des Morgens nur 2,5° betrug, öffnete sich dieselbe erst gegen Mittag mit violettroter Farbe und fünf fast rosa Streifen; am 26. September, wo die Temperatur des Morgens fast auf 0° sank, schloß sie sich noch nicht, die rosa Streifen wurden dann mehr violettrot, und am Morgen des 27. September, wo es gleichfalls beinahe nur 0° war, hatte sie eine gleichmäßig violettrote Farbe mit düsterem Ton angenommen. Als es dann aber gegen Mittag bedeutend wärmer wurde, 12° im Schatten, nahm sie noch vor dem Schließen in der Mitte die schön himmelblaue Farbe an, während die Ecken violettrot blieben.

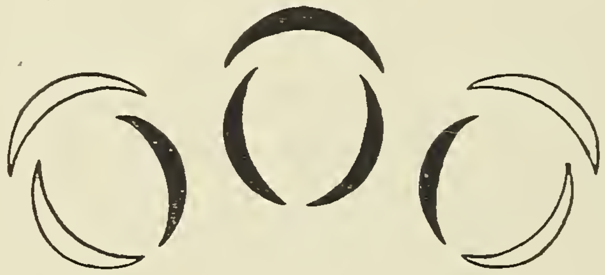
Besonders interessant war auch eine andere Blüte, deren Knospe vor dem Aufgehen nicht eine senkrechte Lage gehabt, sondern etwas geneigt gestanden hatte. Hier besaß der nach oben liegende Teil der Blumenkrone beim Aufgehen derselben eine viel mehr zum Rot sich neigende violette Farbe, als der untere. Sehr häufig war es, wie auch schon früher, zu beobachten, daß die Blüten, welche bei niederer Temperatur mit violettroter Farbe aufgingen, diese an denjenigen Stellen behielten, welche in der Knospe an der Spitze gelegen hatten, und dort in der geöffneten Blüte lagen, wo die fünf in der Knospe frei außen befindlichen Streifen in der Mitte der Seiten der ungefähr fünfeckigen Blumenkrone sich befanden.

Einen schöneren Beleg dafür, daß bei den Blüten — es wird durchaus nicht behauptet, bei allen — die Temperatur einen großen Einfluß auf deren Farbe ausübe, kann man kaum finden, als bei der besprochenen *Ipomoea rubro-coerulea.*

3. **Über einen symmetrisch verschieden gefärbten Blütenstand bei Lotus Jacobäus.**

Bekanntlich haben die meisten Exemplare von *Lotus Jacobäus* Blüten, an denen die Fahne und die Flügel dunkelbraun gefärbt sind, der Kiel hellbraun. Es kommen jedoch unter den kultivierten Pflanzen manchmal auch solche vor, deren Blüten alle zitronengelb gefärbt sind, wie bei vielen anderen Lotusarten. Bisweilen findet man aber auch Exemplare, an denen ein Teil der meist dreiblütigen Blütenstände die normale braune Färbung zeigt, ein anderer die gelbe; die Blüten eines jeden Blütenstandes sind dann aber immer gleichmäßig gefärbt, entweder braun oder gelb.

Eine interessante Abweichung hiervon beobachtete ich im letzten Jahre, indem sich in einem und demselben Blütenstande beide Farben, die braune und die gelbe, an Fahne und Flügeln zugleich zeigten, und dabei diese beiden Farben in dem 3zähligen Blütenstande, dieser als Ganzes betrachtet, ganz symmetrisch verteilt waren, wie es die beifolgende Figur zur Anschauung bringen soll. In derselben ist mit der dunklen Schattierung die braune Färbung bezeichnet, mit der fehlenden Schattierung die gelbe. An der mittleren Blüte waren die Fahne und die Flügel ganz normal dunkelbraun gefärbt, der Kiel bräunlichgelb; bei den beiden seitlichen Blüten hingegen hatte von den beiden Flügeln jeder Blüte nur derjenige die gelbe Farbe, welcher rechts und links im Blütenstande nach außen stand, während an jeder dieser Blüten derjenige Flügel dunkelbrau gefärbt war, welcher den dunkelbraunen Flügeln



der Mittelblüte zugekehrt stand. Es war hier also jede seitliche Blüte als einzelne betrachtet ganz unsymmetrisch gefärbt, aber doch so, daß eine symmetrische Färbung des Gesamtblütenstandes hervorgebracht wurde.

Dieser Fall dürfte insofern interessant sein, als er uns ein auffallendes Beispiel für die Neigung zur Ausbildung symmetrischer Verhältnisse zeigt.

4. Über das weitere Verhalten einer abnormblütigen Pflanze von Digitalis ferruginea.

In jenem Aufsatz, welcher die abnormen Bildungen der Blüte bei einer Pflanze von *Digitalis ferruginea* behandelt (Beihefte zum bot. Zentralblatt 1904, S. 347) sagte ich zum Schluß, daß ich, da die Pflanze sich unfähig zeigte, Samen zu tragen, versuchen wolle, dieselbe durch Stecklinge zu erhalten und zu vermehren. Diese wuchsen aber leider nicht an, jedoch ließ sich die betreffende Pflanze selbst noch bis zum jetzigen Augenblick erhalten, und da sie ein kaum wieder sich zeigendes Unikum sein dürfte, scheint es nicht ohne Interesse, über das weitere Verhalten derselben Bericht zu erstatten.

Die Pflanze bildete noch im Herbst 1903 aus ihrem unteren, dicht unter der Erdoberfläche befindlichen Teil einen Seitenschößling, welcher unten eine Rosette von dicht aufeinander folgenden lanzettlichen Blättern trug und dann bis zu 40 cm in die Länge wuchs. Auf die Blattrosette folgten am unteren Drittel des Sprosses, kleine, voneinander gerückte Blätter, in deren Achseln zu dieser Zeit sich noch keine Seitenzweige zeigten. Weiter oben hingegen, wo die normalen Blüten hätten stehen sollen, standen bis zum Frühjahr an Stelle dieser in den Achseln der noch kleineren Blätter (Hochblätter) kurze Seitenzweige, an welchen von Anfang an die Blütenbildung unterdrückt war, und das rein Vegetative die Oberhand gewonnen hatte; jedoch mit einigen Ausnahmen; denn anstatt einzelner dieser Seitenzweige waren an der im Topf überwinterten Pflanze im Mai 1904 Blüten von radiärem Bau erschienen: auf fünf Kelchblätter folgten fünf ganz kleine gestielte Blättchen, und auf diese fünf verkümmerte Staubgefäße, darauf eine geschlossene Endknospe. Die meisten, rein vegetativen Zweige trugen lanzettliche Blätter von 4 cm Länge und 3,5 cm Breite, von freudig grüner Farbe; am Rande waren sie stark bewimpert, die unteren mehr, als die oberen.

Zu gleicher Zeit, im Mai 1904, traten nun aber am Schößling in seinem unteren Teile früher nicht bemerkbare, kurz gestielte grüne Knospen hervor, welche alsbald ein Mittelding zwischen vegetabilischen Sprossen und Blüten bei ihrer weiteren Entwicklung zeigten. Einige begannen mit fünf rundlichen, fast im Wirtel gestellten grünen Blättchen, Kelchblättern ähnlich, woran sich, mit Überspringung von blumenblattähnlichen Gebilden sogleich Anfänge von Staubgefäßen schlossen, worauf das Ganze mit einer geschlossenen Knospe endigte. Jedoch gingen alle diese Gebilde bei der Kultur im Topf alsbald zu Grunde, die Pflanze fing an zu kränkeln, und es blieb nichts anderes übrig, um einen Versuch, sie zu retten, zu machen, als sie im Frühjahr 1905 ins freie Land zu setzen.

Hier entwickelte sie nun alsbald aus ihrem untersten, dicht unter der Oberfläche der Erde befindlichen Teil zwei Seitensprosse, welche in ihrer ersten Wachstumsperiode ganz kurz blieben und in reichblättrigen Rosetten bestanden: Von diesen beiden Schößlingen blieb nun der eine in diesem Jahre kurz, der andere hingegen begann schon im Frühjahr sich zu verlängern und ging im Juli in einen Blütenstand aus, dessen Blüten alsbald anfingen, wieder die früher beschriebenen Abnormitäten zu zeigen. Anfangs sahen dieselben im Knospenzustande ganz normal aus, nur daß schon vor dem Aufblühen der Gipfel des zugespitzten Fruchtknotens aus der Knospe hervorsah. Beim Aufgehen zeigten sich vier ganz normal ausgebildete Staubgefäße, die Blütenachse begann alsbald sich zu verlängern, so daß der sehr geschwollene Fruchtknoten Ende Juli ein Stück aus der sonst normal erscheinenden Blüte hervorsah.

An diese Blüten flog aber, ebenso wie an die ähnlichen im Sommer 1903, kein einziges Insekt an; wahrscheinlich fehlte der Honigsaft, während die benachbart stehenden Stöcke der *Digitalis ferruginea,* welche normale Blüten trugen, sehr stark von Bienen besucht wurden.

Als ich erst am 14. August die Blüten wieder zu Gesicht bekam, hatte sich an den untersten der verbildete Fruchtknoten geöffnet, und es war aus ihm die verlängerte Achse mit neuen Blütenteilen hervor getreten. Bis zum 12. September hatten sich dann ganz ähnliche Abnormitäten, wie im Herbst 1903 an der Pflanze ausgebildet, aber nicht im entferntesten so mannigfaltig und üppig, wie damals, was jedenfalls dadurch verursacht war, daß die Pflanze durch die wochenlang anhaltende Dürre und große Hitze sehr gelitten hatte. Eine der unteren Blüten zeigte nach einem unregelmäßig verbildeten Kelch und einer gleichfalls mißbildeten Blumenkrone einen gestielten, geschnäbelten Fruchtknoten, welcher an den Seiten aufgeplatzt war, und aus welchen die verbildeten langgestielten Samenanlagen wulstig hervorsahen. Ich erwähne diesen Fall, weil er unter der Musterkarte der früheren Abnormitäten sich nicht fand.

Aus dem vorstehenden sehen wir nun, daß die im Jahre 1903 so abnormblütige Pflanze von *Digitalis ferruginea* ihre Neigung, Mißbildungen der Blüten zu entwickeln, in der Folgezeit weiter zum Ausdruck gebracht hat, und daß sie nicht im Laufe der Zeit in ihren Blüten zum Normalen zurückgekehrt ist, wie dies manchmal andere Pflanzen tun, wofür sich an *Oxalis cernua* und *rubelta* Beispiele beobachten ließen, indem die durch Brutzwiebeln erzeugten Nachkommen gefülltblütiger Pflanzen allmählich ungefüllte Blüten bildeten.

5. Weitere Beobachtungen über die Bildung weiblicher Blüten an einer männlichen Pflanze von Ruscus aculeatus.

Es kommt ja nicht gar zu selten vor, daß bei diöcischen Pflanzen an den einen Exemplaren, welche normal nur männliche Blüten tragen, auch weibliche auftreten. (Vergl. Masters: Pflanzenteratologie, S. 222.) Einen solchen Fall beschrieb ich schon vor einiger Zeit (Berichte der deutsch. bot. Ges. 1896, S. 330) von *Ruscus aculeatus*, indem ich angab, daß ein Exemplar dieser Art, nachdem es einige Jahre hintereinander nur männliche Blüten gehabt hatte, im Sommer 1894 mehrere Früchte trug, welche ja nur aus weiblichen oder Zwitterblüten entstanden sein konnten, worauf dann auch wirklich eine weibliche Blüte im März 1896, auf die ersten männlichen der Pflanze folgend, sich zeigte, und nebst einigen weiteren weiblichen Frucht bildete. Es dürfte nun von Interesse sein, mitzuteilen, wie sich der betreffende Pflanzenstock in den folgenden Jahren verhielt, aus welchem Verhalten hervorgeht, daß hier Ernährungsverhältnisse, wie ich dies a. a. O., S. 331 vermutete, nicht die Ursache zur Bildung weiblicher Blüten gewesen sein können, denn das betreffende Exemplar verhielt sich, ungeachtet es umgepflanzt und hierdurch kräftiger ernährt worden war, folgendermaßen:

Im Dezember 1896 traten an ihm nur männliche Blüten auf, und erst im Januar 1897 erschienen zwei weibliche, denen dann mehrere weibliche folgten, und zu gleicher Zeit keine männlichen mehr. Mitte Februar traten zwar wieder einige solche auf, aber Mitte März waren fast nur weibliche Blüten vorhanden, und Ende März keine einzige männliche, sodaß man den Pflanzenstock für einen weiblichen hätte halten können, und nun keine Bestäubung vorgenommen werden konnte, welche früher versäumt worden war, sodaß diesmal das Exemplar keine Früchte trug.

Mitte November 1897 waren schon viele Blüten an der Pflanze offen, alle, im Gegensatz zu den nur weiblichen des März, wieder nur männlich; auch bis in den Januar des Jahres 1898 hinein erschienen nur männliche Blüten, und erst Ende des Monats drei weibliche, denen dann im Laufe des Februar mehrere solche folgten, bis schließlich am Ende des Monats, ebenso wie im März 1897, nur weibliche Blüten an der Pflanze waren, keine einzige männliche. Dieselben setzten nach künstlicher Bestäubung gut Frucht an.

Ende Oktober 1898 erschienen zuerst wieder nur männliche Blüten, denen Anfang Februar 1899 die erste weibliche folgte. Am 10. Februar waren die meisten Blüten weiblich, und nur wenige männlich, und am 16. Februar waren nur weibliche Blüten vorhanden, deren Bildung sich bis Ende März fortsetzte, und aus denen sich zahlreiche Früchte bildeten.

Im Oktober 1899 traten wieder zuerst nur männliche Blüten auf, und erst am 21. Februar 1900 waren drei weibliche Blüten vorhanden; am 1. März waren fast alle Blüten weiblich, nur noch drei männlich, und bis zum 20. März bildeten sich dann nur noch weibliche Blüten aus, welche nebst den vorhergehenden viele Früchte ansetzten.

Abweichend gegen die vorhergehenden Jahre verhielt sich die Pflanze im Winter von 1900 auf 1901: Mitte November 1900 erschienen wieder nur männliche Blüten, und solche bildeten sich auch allein in den ersten Monaten von 1901 aus: noch am 27. März ließ sich keine einzige weibliche Blüte entdecken. Erst Mitte April erschienen zwei weibliche Blüten, welche nach Bestäubung mit den noch vorhandenen männlichen gute Früchte ansetzten.

Mitte Oktober 1901 waren schon viele, nur männliche Blüten offen, auch an denjenigen Zweigen, welche im vorigen Jahre Phyllocladien mit weiblichen Blüten getragen hatten, deren Früchte nun zugleich mit den jetzigen männlichen Blüten noch vorhanden waren. Erst Anfang Màrz 1902 trat die erste weibliche Blüte auf, und zwar auch auf dem Phyllocladium eines Zweiges, dessen andere Phyllocladien männliche Blüten trugen. An diese weibliche Blüte schlossen sich diesmal in der Folgezeit nur ganz wenige weibliche an, sodaß der Busch in diesem Jahre nur drei Früchte trug.

Ende Oktober 1902 bis Anfang März 1903 trug die Pflanze wieder nur männliche Blüten, erst im Laufe des März erschienen einige weibliche.

In der Winterperiode von 1903 auf 1904 hatte die Pflanze vom Dezember bis gegen Ende Februar nur männliche Blüten; erst am 24. Februar wurde eine weibliche Blüte beobachtet, an welche sich dann im Laufe des März fast nur weitere weibliche Blüten schlossen. Dann erschienen aber, im Gegensatze zu früheren Jahren, gegen Ende März wieder nur männliche Blüten, was vielleicht damit zusammenhing, daß es um diese Zeit in dem betreffenden Jahre ungewöhnlich kühl geworden war.

Ende Oktober 1904 trug der Busch nun wieder nur männliche Blüten; nicht vor Februar 1905 erschienen die ersten weiblichen, und waren nun Ende des Monats in der Mehrzahl. Im Sommer bildeten sich aus ihnen, ungeachtet keine künstliche Bestäubung vorgenommen war, eine ganz ungewöhnlich große Menge von Früchten aus, sodaß man an eine Verwechslung der Pflanze mit einer immer nur weibliche Blüten tragenden hätte denken können.

Endlich ist nun, abweichend von dem vorigen Jahre, in diesem Frühjahre, 1906, keine einzige weibliche Blüte an dem in Rede stehenden Exemplar aufgetreten, und es hat sich also auch jetzt zum Herbst keine einzige Frucht an demselben ausgebildet.

Fassen wir nun die an dem interessanten Exemplar von *Ruscus aculeatus* mehr als zehn Jahre hintereinander gemachten Beobachtungen zusammen, so geht aus ihnen Folgendes hervor: In den ersten Jahren der Blühreife trug die Pflanze allem Anschein nach nur männliche Blüten, da an ihr keine Frucht sich fand, welche, wenn sie vorhanden gewesen wäre, bei ihrer Größe und der leuchtend roten Farbe schwerlich der Beobachtung hätte entgehen können.

Erst im Sommer 1894 zeigte sich an dem im April 1885 gesäten Exemplar — den Samen hatte ich in der Ville Serbelloni bei Bellaggio genommen — die ersten Früchte, und nun wurden sie in den folgenden Sommern, mit Ausnahme des letzten und des von 1897 (in letzterem Jahre beruhte aber die Fruchtlosigkeit nicht auf dem Ausbleiben der weiblichen Blüten, siehe oben) immer mehr oder weniger zahlreich beobachtet. Dieselben waren aus den weiblichen Blüten entstanden, welche sich in jeder Blühperiode an die ersten männlichen Blüten angeschlossen hatten. Letztere fingen manchmal schon im Oktober an zu erscheinen; die weiblichen schlossen sich an diese aber erst im folgenden Februar, meist noch später, einmal sogar erst im April an, bis sie sich zuletzt nur allein bildeten und die Blühperiode schlossen. Nur in einem Fall erschienen gegen Ende März, es war dies im Jahre 1904, noch wieder männliche Blüten nach den weiblichen; ferner ist in diesem Jahr, 1906, die Bildung von weiblichen Blüten überhaupt ausgeblieben.

Was nun die Ursache dieses meist bestimmten Auftretens und Wechsels der männlichen und der weiblichen Blüten an dem in Rede stehenden Exemplar von *Ruscus aculeatus* angeht, so könnte man an Temperatureinflüsse denken: im Herbst traten bei dem Folgen von niederen Temperaturen auf höhere immer nur männliche Blüten auf, und erst als im Februar oder März die Temperatur sich wieder erhöhte, begannen die weiblichen Blüten zu erscheinen, welche nun, bei der weiter steigenden Temperatur sich allein ausbildeten. Daß dieses Steigen der Temperatur vielleicht die Ursache zur Bildung von weiblichen Blüten sein möchte, gibt der Fall an die Hand, wo Ende März 1904, als es gegen sonstige Jahre nach schon gestiegener Temperatur wieder kühl wurde, sich an die weiblichen Blüten, im Gegensatz zu früheren Jahren, noch wieder männliche Blüten anschlossen. Auch muß darauf aufmerksam gemacht werden, daß die verschiedene Stärke des Auftretens von weiblichen Blüten in den verschiedenen Jahren vielleicht mit den verschiedenen Temperaturverhältnissen dieser im Zusammenhang steht.

Schließlich sei noch bemerkt, daß die Früchte, welche sich an der anfangs nur männliche Blüten tragenden Pflanze bildeten, ganz normal waren, indem die in ihnen enthaltenen Samen gut aufgingen. An einem der Sämlinge zeigten sich auch, wie bei seinem Elter, in den ersten Jahren seiner Blühreife nur männliche Blüten, aber im Herbst 1904 fanden sich an demselben mehrere Früchte, sodaß er im Frühjahr weibliche Blüten gehabt haben mußte; im November traten dann wieder nur männliche Blüten an ihm auf. Hiernach hat sich auf ihn die vom Charakter der Spezies abweichende Eigenschaft, an sonst männlichen Pflanzen auch weibliche Blüten zu bilden, fortgepflanzt. Es wäre aber auch möglich, daß *Ruscus aculeatus* überhaupt eine Art ist, bei welcher die zuerst nur männliche Blüten tragenden Stöcke bei höherem Alter in jeder Blütenperiode auf die im Herbst zuerst erscheinenden männlichen Blüten im Frühjahr weibliche folgen lassen, und ich erachte es für einen Hauptzweck der vorstehenden Mitteilungen, die Beobachter auf diesen Punkt aufmerksam gemacht zu haben, damit sie an den ihnen zu Gebote stehenden Pflanzen nachsehen, ob dieselben sich etwa alle so verhalten, wie die oben beschriebene, oder ob auch solche Stöcke von *Ruscus aculeatus* vorkommen, welche immer nur männliche Blüten tragen, niemals weibliche. Daß an dem Exemplar des Freiburger botanischen Gartens, welches von Anfang an stets nur weibliche Blüten bildete, sich im Laufe der Jahre niemals männliche zeigten, sei noch hinzugefügt.

6. Über eine ausnahmsweise gleichzeitige Entwicklung der männlichen und weiblichen Blüten bei Juglans regia.

An die vorstehende Mitteilung über *Ruscus aculeatus* möchte ich hier noch eine andre knüpfen, nämlich über eine Abweichung von der Zeit des Blühens der männlichen und weiblichen Blüten bei *Juglans regia.*

Bekanntlich hat Delpino zuerst darauf aufmerksam gemacht, daß bei *Juglans regia* an den einen Bäumen zuerst die männlichen Blüten ihren Pollen entlassen, und dann erst später die Narben der an der Spitze der Äste stehenden weiblichen Blüten reif werden, während bei andern Exemplaren zuerst die Narben der weiblichen Blüten sich ausbilden, und dann erst später die männlichen ihren Pollen entlassen. Hierdurch wird bewirkt, daß eine Art Dichogamie zwischen den verschiedenen Bäumen der *Juglans regia* stattfindet.

Vor einer Reihe von Jahren, im Mai 1896, beobachtete ich nun hier in Freiburg an der Basler Landstraße, wo eine Reihe von Wallnußbäumen steht, daß bei diesen allen, welche sowohl in den vorhergehenden, als auch in den später folgenden Jahren sehr auffallend die oben genannten Verschiedenheiten der einzelnen Bäume zeigten, an jedem dieser Bäume die männlichen und die weiblichen Blüten sich nicht hintereinander entwickelten, sondern ganz gleichzeitig, sodaß die am Ende eines Astes oben stehenden weiblichen Blüten mit dem Pollen der tieferstehenden männlichen durch den Luftzug bestäubt werden konnten. Es ist kaum zu sagen, was hierzu die Ursache gewesen sein mochte.

Anatomie des Palmenblattes

mit besonderer Berücksichtigung ihrer Abhängigkeit von Klima und Standort.

Von

Hermann Koop.

Mit 21 Abbildungen im Text.

A. Einleitung.

Wie in allen naturwissenschaftlichen Disziplinen, so herrscht auch auf dem Gebiete der Pflanzenanatomie das Bestreben, alle vorkommenden Erscheinungen durch Zurückführung auf wenige Prinzipien in möglichst einfacher und umfassender Weise zu erklären. Indem die Einen in der Mannigfaltigkeit der Gestaltungen und Variationen des Pflanzenkörpers und seiner Teile vorzugsweise eine Bestätigung entwickelungsgeschichtlicher Prinzipien erblicken, möchten sie die Anatomie vor allem als eine Art „phylogenetischer Morphologie“ behandeln, „die frei zu bleiben hat von allen Einflüssen, die sich auf die Verrichtungen erstrecken.“ Zu anderer Auffassung kommt dagegen Schwendener. Nach ihm und den Arbeiten seiner Schüler ist gerade die Funktion das Moment, das in Verbindung mit dem morphologischen Bau zu tieferer Erkenntnis führt.

Ein Gebiet, das besonders geeignet ist, die Schwendener'sche Auffassung zu stützen, bilden die sogenannten Anpassungserscheinungen. Schon die Fülle der hier in Betracht kommenden Tatsachen müßte jeden, der nur an eine phylogenetische Morphologie denken wollte, zurückschrecken. Bedenkt man ferner die oft mit jeden Zweifel ausschließender Deutlichkeit bestehenden Beziehungen zwischen dem äußeren oder inneren Bau der Pflanzen und gewissen, sie von außen beeinflussenden Faktoren, kurz: die in allen Anpassungserscheinungen zutage tretende Zweckmäßigkeit, so wird man zugeben, daß hier die physiologisch-anatomische Betrachtungsweise einzig und allein am Platze ist.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich vor allem mit denjenigen Eigentümlichkeiten im anatomischen Bau des Palmenblattes, die ich infolge ihrer Beziehung zu trocknen Standorten hier füglich als xerophytische, jedoch verschieden abgestufte Merkmale bezeichnen kann.

Nähere Bekanntschaft mit der Entwickelung des Palmenblattes setze ich voraus und verweise diesbezüglich auf die Arbeiten von Eichler (l. c.), Naumann (l. c.) und Deinega (l. c.). Betreffs der speziellen Blatt-Terminologie aber will ich an dieser Stelle einige Bemerkungen anfügen, die dazu dienen sollen, Mißverständnissen vorzubeugen. Im allgemeinen gebrauche ich die Ausdrücke, wie sie Drude (Drude I, Tl. II, Abt. 3, p. 11) anwendet; wo ich aber von ihm abweiche, geht aus dem Folgenden hervor.

Die Entwickelung des Palmenblattes lehrt, daß obere und untere Hauptnerven (v. Mohl und v. Martius, nach Wendland l. c. p. 145) prinzipiell nichts Verschiedenes, vielmehr durchaus gleichwertige Gebilde sind, indem beide als Kanten der infolge starken Breitenwachstums im engbegrenzten Raume gebildeten Falten entstanden. Sie unterscheiden sich recht eigentlich nur durch ihre Lage. Daher sind meines Erachtens Ausdrücke wie „Hauptnerven“ für die oberen und „Nähte“ oder „Nahtnerven“ für die unteren Hauptnerven (Wendland, p. 145 und 146), hinter denen man doch unwillkürlich etwas prinzipiell Verschiedenes sucht, keineswegs gerechtfertigt, zumal das Zerschlitzen der jungen gefalteten Spreite durchaus nicht bei allen Palmen in den Unterkanten, sondern bei sehr vielen Gattungen (*Phoenix, Arenga, Wallichia, Didymosperma, Caryota* und den meisten Fächerpalmen) nur in den Oberkanten erfolgt. So dient zum Beispiel bei *Cocos* als Mittelnerv der Fiedern ein oberer Hauptnerv, bei *Arenga* dagegen ein unterer, indem sich im ersteren Falle die Spaltung in den unteren, im letzteren hingegen in den oberen Kanten vollzog. Wieder andere Palmen zeigen ein noch anderes Verhalten. So vollzieht sich drittens der Desorganisationsprozeß weder in den unteren, noch in den oberen Kanten, sondern in der Lamina selbst (*Rhapis, Rhapidophyllum*), und in einem vierten, wenn auch seltenen, von Eichler[1]) angegebenen Falle findet das Zerklüften sowohl in den oberen, als auch in den unteren Kanten statt.

Selbst bezüglich des anatomischen Baues ist zwischen oberen und unteren Hauptnerven ein durchgreifender, prinzipieller Unterschied nicht zu konstatieren. So besitzt der Fiedermittelnerv von *Cocos* mit demjenigen von *Arenga* dem Prinzip nach gleichen Bau. Dasselbe gilt von den oberen und unteren Hauptnerven der Fächerblätter. Wenn sich nun zum Beispiel bei *Phoenix* in den unteren Kanten, als den späteren Mittelnerven der Fiedern, keine Gefäßbündel entwickeln, wenn ferner bei manchen Palmen die oberen Hauptnerven stärker (*Sabal*), ja weit stärker und anatomisch anders gebaut (*Pinanga*) sind als die unteren (vergl. Fig. 15 und 16), so ändert das selbstverständlich nicht die Sache, nämlich die Tatsache, daß zwischen oberen und unteren Hauptnerven auch bezüglich des anatomischen Baues im allgemeinen kein durchgreifender, prinzipieller Unterschied vorhanden ist.

Den Ausdruck „Rippe“ für „Rhachis“, wie er sich bei Drude findet, halte ich für meine Ausführungen weniger passend. Vielmehr wähle ich den Ausdruck „Rippe“ statt „Nerv“ (Hauptrippe statt Hauptnerv, Mittelrippe statt Mittelnerv), zumal „Rippe“ der Bezeichnung „Rhachis“ angemessen ist. Aber noch aus einem ganz anderen Grunde ist an dieser Stelle die Bezeichnung „Nerv“

---

[1]) Eichler l. c., p. 21: „Sowohl die Ober- als die Unterkanten sterben ab, die Segmente haben daher gar keine Mittelrippe, resp. Mittelfalte: *Chamaerops* z. Th.“

zu verwerfen. Handelt es sich hier doch um das ganze Gewebe einer Kante, in der mitunter (*Phoenix*) nicht mal Gefäßbündel, an die man aber doch einzig und allein bei dem überdies unpassenden Ausdruck „Nerv“ denkt, vorhanden sind.

Die obigen Ausführungen wiederhole ich kurz: Die älteren Autoren v. Mohl und v. Martius sprechen von oberen und unteren Hauptnerven, während Wendland (l. c. p. 145—149) die Oberkanten kurz als Hauptnerven, die Unterkanten dagegen als Nähte oder Nahtnerven bezeichnet. Aus den oben angegebenen Gründen schließe ich mich keinem der genannten Autoren an, sondern wähle die Ausdrücke obere und untere Hauptrippen.

Wenn ich nun die nach oben weisenden Faltenkanten obere und die nach unten zeigenden untere Hauptrippen nenne, so darf man aber keineswegs annehmen, daß die ersteren auch immer über die obere, die letzteren auch immer über die untere Blattfläche vorspringen. Zwar ist dies meistens der Fall; doch kommt es auch vor, daß die Hauptrippen nach der entgegengesetzten Seite am stärksten hervortreten. So ist z. B. die Mittelrippe (Fig. 17) der Fiedern von *Martinezia Lindeniana* eine obere Hauptrippe, springt aber an der Unterseite des Blattes weit vor, während sie die Ebene der Oberseite nur sehr wenig überragt. Dasselbe Verhalten zeigt nach Wendlands Angaben (l. c. p. 148) die Gattung *Drymophloeus*.

Ferner sehe ich mich veranlaßt, noch mit einigen Worten auf die Teilungsverhältnisse ganz im allgemeinen und somit auf die Bildung der Fiedern beziehentlich Fächerstrahlen, kurz: auf die Knospenlage einzugehen. Wendland bietet nämlich a. a. O. p. 145—154 eine Theorie über die Entwickelung der *Phoenix*-Pinne, allgemein über die Entwickelung der induplikaten Blattlage aus der reduplikaten, welche ich durchaus für verfehlt erachte, während andererseits der kleinen Exkursion durch die verschiedenen Blattformen der Palmenfamilie immerhin ein gewisses Interesse nicht abzusprechen ist. Bevor ich jedoch auf Wendlands Theorie eingehe, führe ich hier in aller Kürze die zum vollen Verständnis unerläßlichen entwickelungsgeschichtlichen Tatsachen auf.

Die Teilungen ersten Grades vollziehen sich beim jungen gefalteten Blatte, wie schon oben angedeutet, entweder in den unteren Kanten, so daß reduplikate Pinnen entstehen (außer bei fast allen Fiederpalmen noch bei einigen Fächerpalmen, nämlich den *Mauritieen* und etlichen[1]) *Sabaleen*), oder in den oberen Kanten, so daß induplikate Segmente gebildet werden (bei den typischen Fächerpalmen, nämlich den *Borassineen* und den meisten[1]) *Sabaleen*, sowie bei den oben genannten fünf Fiederpalmen-Gattungen), oder aber die betreffenden Teilungen gehen vor sich in der Lamina zwischen den Hauptrippen (bei gewissen Fächerpalmen, zum Beispiel bei *Rhapis, Rhapidophyllum*). Ob in letzterem Falle das betreffende Blatt zu den reduplikaten oder induplikaten zu rechnen ist, hängt mit der Frage zusammen, aus was für Falten oder Segmenten (mit je einer Hauptrippe gleicher Art) man sich das noch ungeteilte Blatt bestehend denken kann.

---

[1]) Wenn Pfister (l. c. p. 4) bemerkt: „. . . . . . ; sie (die *Sabaleen*) sind außer den *Borassineen* die einzige Tribus der Palmen mit eingeschlagenen Fächerblättern“, so widerspricht er damit den Angaben von Drude (Drude I, p. 30) und von Wendland (l. c. p. 147—149), da es nach diesen beiden Autoren auch *Sabaleen* mit zurückgeschlagenen Fächerstrahlen gibt.

Die genannten Teilungsverhältnisse nun und die mit diesen durchweg Hand in Hand gehende Blattlage sind — das wiederhole ich hier — entwickelungsgeschichtliche Tatsachen. So teilt sich zum Beispiel bei *Phoenix* (nach Eichler, Naumann und Deinega) die gefaltete Spreite längs den Oberkanten, und es entstehen induplizierte Fiedern. Aus Wendlands Darstellung bezüglich der Gattung *Phoenix* spricht aber deutlich der Gedanke von einer Halbierung reduplizierter Fiedern und einem Verwachsen der Hälften zu induplizierten. Das widerspricht also vollständig den entwickelungsgeschichtlichen Ergebnissen. Auch müßte, wenn Wendlands Ansicht die richtige wäre, jede unterste Fieder eine halbe sein, was aber ebenfalls der Wirklichkeit widerspricht. Ganz ähnlich verfährt Wendland mit den Fächerpalmen und drückt sich hier sogar noch entschiedener aus. Nach den Worten: „Will man bei den Palmen nun von einer doppelten Blattlage überhaupt sprechen, so kann man nur den Gattungen *Phoenix, Arenga, Wallichia, Didymosperma* und *Caryota* eine induplikate zugestehen, allen andern aber eine reduplikate“, will er selbst bei den fünf eben aufgezählten Gattungen von einer induplikaten Blattlage kaum etwas wissen, spricht sie allen Fächerpalmen aber ohne weiteres ab. Bei denjenigen Fächerpalmen (den meisten und typischen), bei denen die Hauptteilungen in den oberen Kanten erfolgen, so daß induplizierte Fächerstrahlen entstehen, hält er letztere eben für aus zwei aneinander grenzenden Hälften benachbarter reduplizierter Strahlen zusammengesetzte Gebilde: ebenfalls ein Widerspruch gegen die bekannten entwickelungsgeschichtlichen Tatsachen.

Liegt Wendlands Theorie nun wirklich der Gedanke von einer phylogenetischen Entwickelung zugrunde, so ist sie ebensowenig haltbar. Nach den bisherigen palaeontologischen Befunden kann ich wenigstens mit demselben Recht die typischen Fächerpalmen (mit induplikater Blattlage), als die ursprünglichen und die Fiederpalmen (mit reduplizierten Fiedern) als die höchst entwickelten Formen ansehen, als umgekehrt. Infolgedessen wäre dann, im Gegensatz zu Wendlands Behauptung, nicht die reduplikate, sondern die induplikate Blattlage die ursprüngliche, aus der sich dann die reduplikate entwickelt hätte. Nach Wendlands Verfahren wäre ich somit ferner berechtigt, im Gegensatz zu diesem Autor, die induplikate Blattlage als die „einzige“ anzunehmen, und die reduplikate (der vielen Fiederpalmen) in Frage zu stellen. Das würde aber doch recht willkürlich sein und direkt den Ergebnissen der Ontogenie widersprechen.

In jedem Falle also, gleichviel, ob die Fächerpalmen mit induplikater oder die Fiederpalmen mit reduplikater Blattlage die ursprünglichen Formen sind, hat man von zwei Blattlagen zu reden, von denen die induplikate sich bei den typischen Fächerpalmen und den oben erwähnten fünf Fiederpalmen-Gattungen findet, während die reduplikate neben allen übrigen Fiederpalmen noch einigen Fächerpalmen, den *Mauritieen* und etlichen *Sabaleen*, zukommt, deren Blatt mehr oder weniger ein Übergangsglied darstellt zwischen einem fächer- und fiederförmigen Blatt.

Von diesen Vorbemerkungen mehr terminologischen und entwickelungsgeschichtlichen Inhalts wende ich mich zur Anatomie.

B. Ausführung.

I. Allgemeiner Teil.

Die Querschnittform des Petiolus ist bei den verschiedenen Gattungen sehr mannigfach, bleibt sich aber bei demselben Blatte im ganzen Verlauf des Petiolus meistens gleich, namentlich bei den Fächerpalmen. In gleicher Weise hat auch die Anordnung der Mestombündel mit ihren Bastbelegen systematischen Wert. Dieselbe ist zwar in erster Linie von mechanisch-physiologischen Prinzipien abhängig, die aber immerhin eine gewisse Variation in der Bündelanordnung zulassen. So erklärt es sich denn, daß der genannte Hauptzweck in für bestimmte Palmengruppen charakteristischer Weise erzielt wird. Häufig sind die Bündel in einem nach oben offenen V angeordnet (z. B. bei *Rhapis, Chrysalidocarpus*), dessen genauere Form sowie Größe der Öffnung sehr variiert[1]). Bei vielen Gattungen jedoch sind sie über dem ganzen Querschnitt regellos zerstreut. In jedem Falle aber befinden sich auch an der Peripherie Bündel und zwar mit weit kräftigeren Belegen. Dazu gesellen sich oft isolierte Baststränge, so daß der Petiolus die nötige Biegungsfestigkeit erhält. Im Dienste dieser steht auch die Tatsache, daß die stärksten Bastmassen an der Ober- und Unterseite auftreten (wo die Belege mehrerer Bündel oft miteinander verschmelzen), da rechtwinklig zur Blattfläche der Wind seine größte Kraft ausübt und in der Richtung von oben nach unten das Gewicht des Blattes wirkt.

Das vom Petiolus Gesagte gilt im ganzen und großen auch von der Rhachis, die rechts und links die Lamina mit ihren Hauptrippen (bei Fiederpalmen also die Fiedern mit ihren Mittelrippen) trägt und gleichsam als Fortsetzung[2]) des Petiolus anzusehen ist.

---

[1]) *Chrysalidocarpus* zeigt im Querschnittsbilde seines Petiolus mehrere schön geschweifte V ineinander geschachtelt. Die Abbildung des Petiolusquerschnittes von *Rhapis* findet sich in der bekannten Arbeit von Drude (Drude I. p. 13. Fig. 11. H).

[2]) Der Petiolus ist, wie die Ontogenie lehrt, später ausgebildet als die Rhachis und zwar durch Streckung des Basalteiles, „das spießartig zusammengewickelte Blatt aus den umschließenden älteren Scheiden an das Tageslicht“ befördernd.

Doch ist die Querschnittform der Rhachis bei demselben fächerförmigen Blatt ganz verschieden von der des Petiolus, während bei den Fiederblättern ein viel allmählicherer Übergang stattfindet. So kommt es denn, daß die Rhachis bei demselben Fiederblatte in ihrem Verlauf oft verschiedene Querschnittsumrisse zeigt. Letzeres läßt sich beispielsweise sehr schön bei den *Phoenix*-Arten beobachten. Bei den Fiederblättern ist bekanntlich die Rhachis sehr lang (sie bringt oft den Petiolus fast bis zum Verschwinden) und endet bei den paarig gefiederten Blättern zwischen dem obersten Fiederpaar und bei den unpaarig gefiederten als Mittelrippe der endständigen Fieder. Die Rhachis der fächerförmigen Blätter dagegen ist verhältnismäßig bedeutend kürzer. In vielen Fällen durchzieht sie zwar fast die ganze Spreite (in der Mittellinie) und endet im Winkel der in der Mittellinie verlaufenden Spalte und zwar innerhalb gewisser Gattungen als herabhängender Faden; sehr oft aber ist sie mehr oder weniger stark verkürzt, nicht selten sogar bis zum Verschwinden, und wird dann an ihrer Spitze gleichsam von der Lamina umflossen.

Die Rhachis der Palmenblätter verjüngt sich von der Basis bis zur Spitze je nach der Länge stark oder ganz allmählich und zwar im Interesse der Festigkeit, sowie wegen Abnahme der Mestombündelzahl. Die im Petiolus vorhandenen Bündel werden nämlich im Verlauf der Rhachis aus dieser allmählich in die Fiedern resp. mehr oder weniger schnell in die Fächerstrahlen abgegeben.

Wie die Rhachis beispielsweise bei *Sabal Palmetto* endet, will ich hier mit kurzen Worten einschalten. Sie geht allmählich über in denjenigen Teil der Lamina, der sich zu beiden Seiten der in der Mittellinie vorhandenen Spalte befindet und entsendet in letztere den bereits erwähnten Faden, der mit kräftigen Belegen versehene Mestombündel führt. Daher ist es denn auch erklärlich, daß die Rhachis an der betreffenden Stelle flacher geworden ist und eine Faltung erkennen läßt, die derjenigen der Lamina entspricht. Daß mit dieser Faltung eine entsprechende Anordnung der Mestombündel verbunden ist, halte ich für selbstverständlich. Doch scheint mir erwähnenswert zu sein, daß die besagte Bündelanordnung schon deutlich auftritt, wo kaum eine Andeutung einer Faltung am Rhachisquerschnitt zu erkennen ist, also verhältnismäßig weit vor der Rhachisendigung.

Aus gleichen Gründen wie die Rhachis verjüngt sich auch die Mittelrippe der Fiedern und Fächerstrahlen und bildet somit wie jene einen Träger von gleichem Widerstande. Die Mestombündel derselben treten unter einem sehr spitzen Winkel in die Lamina ein. Unter demselben Winkel gabeln sich auch die bereits in der Lamina verlaufenden Bündel, so daß die im ganzen und großen parallele Aderung der Monocotylen-Blätter entsteht.

Bevor ich mich nun auf die Anatomie der Hauptrippen einlasse, halte ich es für zweckmäßig, ein kleines Kapitel über die Fibrovasalstränge des Palmenblattes, speziell seiner Lamina, voraufzuschicken.

Bezüglich des Mestoms, dessen anatomischer Bau im allgemeinen als bekannt vorausgesetzt werden darf, will ich nur noch erwähnen, daß ich außer Bündeln mit ungeteiltem Leptom nicht nur solche mit zwei oder drei oder gar vier Leptomgruppen fand, sondern auch ein sonst ganz normales Bündel in der Blattlamina von *Pinanga Kuhlii,* welches das Leptom in sechs Gruppen geteilt zeigte. Im Verlaufe meiner Untersuchungen stellte sich heraus, daß die Anzahl der Leptomgruppen bei ein und derselben Species sich nach der Größe der Bündel richtet. Im übrigen aber ist die Zerklüftung des Leptoms eine Eigentümlichkeit gewisser Species und läßt sich somit systematisch verwerten. So zeigt sich bei einigen selbst mit großen Bündeln versehenen Arten keine Leptomzerklüftung, während bei anderen, wie z. B. bei *Chrysalidocarpus lutescens,* selbst Bündel von relativ geringer Querschnittgröße sogar vier Leptomgruppen aufzuweisen haben.

Bei kleinen Mestombündeln kommt es vor, daß der Hadrom-, ja selbst auch der Leptombelag vollständig fehlt, während die größeren und großen Bündel beide Belege besitzen. So weit nun letztere auch das Mestom umgreifen mögen, so berühren sie sich doch in keinem Falle. Diese an den Flanken der Mestombündel befindlichen Lücken (z. Fig. 4, 18 u. 19) im Skelettringe dienen der Ab- und Zuleitung der Assimilationsprodukte und des Wassers und sind daher von Schwendener mit dem Ausdruck „Zugänge“ belegt worden. Das Parenchym, das sich in diesen Zugängen findet, ist rücksichtlich der Festigkeit meistens mehr oder weniger dickwandig. Damit dieses die erwähnte Leitung wiederum nicht zu sehr erschwert, besitzt es sehr zahlreiche Poren.

Mit besonderem Interesse habe ich bei Gelegenheit dieser Arbeit die Scheidenfrage studiert. Parenchymscheidenzellen finden sich überall an der Peripherie der Mestombündel, wo sie nicht durch Skelettelemente verdrängt worden sind. Es kommt jedoch auch vor, daß die Parenchymscheide selbst über ein- bis dreischichtigen Bastbelegen geschlossen ist (*Sabal, Borassus* und *Martinezia* [Fig. 18, p.]). Auch greift sie fast stets über stärkere Belege mehr oder weniger weit hinüber (Fig. 18, p′). Typische Parenchymscheidenzellen sind charakterisiert durch ihre völlige Farblosigkeit, ihr lückenloses Aneinanderschließen und ihre Form. Sie sind an der dem Bündel abgewendeten Seite mehr oder minder stark nach außen vorgewölbt und oft in größerem oder geringerem Grade in der Längsrichtung des Bündels gestreckt. Falls ihre Länge die Breite nicht übertrifft, sind sie trotzdem oft länger, als die benachbarten assimilierenden Zellen, indem diese dann oft rechtwinklig zum Bündel eine Streckung erfahren haben. Auf jeden Fall aber machen sich die Parenchymscheidenzellen schon durch die beschriebene Form sofort erkennbar, indem sie sich in der einen oder andern oder in beiden Beziehungen mehr oder weniger deutlich von den angrenzenden Mesophyllzellen abheben. Doch zeigen bei denjenigen Bündeln, bei denen die Parenchymscheide nicht geschlossen ist, aber über die Belege etwas hinübergreift, gerade an diesen Stellen die Scheidenzellen vielfach einen Übergang zu den assimilierenden Elementen, sowohl bezüglich der Form, als auch des Inhalts.

Die Parenchymscheide fand sich bei allen untersuchten Arten, doch in sehr verschiedenem Grade der Ausbildung. Am schönsten ausgeprägt fand ich sie bei den untersuchten *Sabal*-Arten, *Borassus flabelliformis* und *Hyphaene thebaica*, bei denen sich die Scheidenzellen neben ihrer vollständigen Farblosigkeit noch durch ihre Größe auszeichnen. Andererseits scheint bei mehreren Arten (*Chrysalidocarpus lutescens*, *Thrinax Miraguana* u. a.) die ganze Parenchymscheide teilzunehmen an der Funktion des grünen Gewebes, indem ihre Zellen mehr oder weniger Chlorophyll führen.

Ich beginne jetzt mit der Beschreibung der Hauptrippen der Fieder- und Fächerblätter. Die Mittelrippe der *Phoenix*-Fieder führt weder Gefäßbündel, noch besitzt sie ein besonderes Trägersystem. Alle übrigen untersuchten Fiederpalmen haben in der Fiedermittelrippe (Fig. 8, 15 und 17), gleichviel, ob diese eine obere (Fig. 15 und 17) oder untere (Fig. 8) Hauptrippe ist, einen hohlzylindrischen Träger aus typischen Skelettelementen, der oben und unten das Hautgewebe erreicht oder doch wenigstens nicht weit von demselben entfernt bleibt und an jeder Flanke, gleich den Stereomscheiden der einzelnen Mestombündel der *Lamina*, einen Zugang (z. Fig. 8, 15 und 17) besitzt, indem die Bastelemente an diesen Stellen durch mehr oder weniger derbwandiges, porenreiches Parenchym ersetzt sind. Der Querschnitt dieses Skelettzylinders ist nicht immer ein Kreis, sondern sehr oft eine Ellipse (Fig. 15 und 17), deren größte Achse rechtwinklig zur Blattfläche gerichtet ist. Überdies ist in solchen Fällen die Hauptbastmasse nach den Polen dieser Achse verlagert. Beides hängt augenscheinlich damit zusammen, daß die Fiedern hauptsächlich rechtwinklig zur Spreite auf Biegung beansprucht werden. Der Skelettzylinder ist in jedem Falle angefüllt mit farblosem, weitlumigem Parenchym, in dem mehrere, oft zahlreiche Mestombündel (m) eingebettet liegen, ähnlich wie die Blutgefäße im Markgewebe röhrenförmiger Knochen. Diese geschützte Lage macht besonders starke Belege der einzelnen Bündel überflüssig. So finden sich keine oder nur schwache Leptombelege, weit seltener auch noch solche Hadrombelege. Die peripherisch gelegenen Bündel lehnen sich meistens an die gemeinsame Stereomhülle an. Die Flanken der letzteren sind in der Region der Zugänge von Parenchymscheidenzellen (p. Fig. 15 und 17) begleitet, die verhältnismäßig sehr klein sind.

Bei den typischen Fächerblättern führen die Strahlmittelrippen (Fig. 1) wie auch die übrigen Hauptrippen ebenfalls mehrere, oft zahlreiche Mestombündel (m), jedes indeß mit besonderen, meist kräftigen Belegen. Dazu gesellen sich häufig isolierte, peripherisch gelegene, mehr oder minder starke Baststränge. Vor allen Dingen aber habe ich den oben beschriebenen Skelettzylinder bei keinem typischen Fächerblatte gefunden.

Den Grund dieser Differenz zwischen typischen Fächer- und den (meisten) Fiederblättern bezüglich des anatomischen Baues der Hauptrippen glaube ich ohne Zweifel in der mechanischen Inanspruchnahme suchen zu müssen. Das Skelett biegungsfest gebauter zylindrischer Organe ist in der Mittelrippe der freien Fiedern wohl am Platze, da sie mehr oder weniger nach allen Seiten auf Biegung in Anspruch genommen werden, während die Fächerstrahlen meistens im größten Teil ihres Verlaufs zusammenhängen und daher fast ausschließlich rechtwinklig zur Fläche auf Biegung beansprucht werden. Für diese meine Ansicht sprechen auch die vorkommenden Abweichungen und Übergänge. So zeigt zum Beispiel *Mauritia vinifera* in der Strahlmittelrippe den typischen Skelettring der meisten Fiederpalmen. Damit im Einklang steht nun die Tatsache, daß die fraglichen Fächerstrahlen Fiedern gleichen und zwar insofern, als sie fast ganz frei werden, indem die Spaltungen fast bis auf die Rhachis reichen. Letzteres gilt in geringerem Grade von einigen anderen untersuchten Fächerpalmen, bei denen denn auch die Anatomie der Strahlmittelrippe einen Übergang zeigt, indem sie sich bald mehr der Anatomie der Fiedermittelrippe der (meisten) Fiederpalmen, bald jedoch derjenigen der Strahlmittelrippe der typischen Fächerpalmen nähert. Einzelheiten sollen im speziellen Teil bei den betreffenden Arten (*Borassus flabelliformis, Thrinax Miraguana, Trachycarpus Khasyana, Jubaea spectabilis)* zur Darstellung kommen.

Im Innenwinkel der ehemaligen Faltenkanten findet sich ein fast immer farbloses, weitmaschiges Gewebe (s. Fig. 1, 8, 15, 16 und 17). Nur selten sind dessen sämtliche Zellen isodiametrisch oder etwas quergestreckt; vielmehr ist meistens der größte Teil mehr oder weniger palisadenartig. Das in Rede stehende Gewebe setzen Eichler (l. c.) und Naumann (l. c.) mit der Entfaltung des Blattes in Beziehung und wird daher von letzterem auch als „Schwellgewebe" bezeichnet. Nach beiden Autoren bewerkstelligt es nämlich das Ausbreiten der gefalteten Spreite. Über das „Wie" aber ist man sich noch sehr im unklaren, wenigstens ist ein unzweideutiger Nachweis bisher für keine Ansicht erbracht. Ein ähnliches, aber mehr polsterartiges Gewebe ist auch zu beiden Seiten der Rhachis vorhanden und zwar nur da, wo letztere Spreitenteile trägt (bei Fiederblättern also nur an den Insertionsstellen der Fiedern oder Fiedergruppen). Auch hier fungiert das in Rede stehende Gewebe als Schwellgewebe, und zwar dient es bei der Entfaltung des Blattes der Drehung der Spreite um die Rhachis als Achse.

Nach dem Gesagten verrichtet das Schwellgewebe an allen genannten Orten nur einmal die beschriebene Arbeit. Daß es nach der Entfaltung des Blattes seine ursprüngliche Funktion einstellt, ist Erfahrungstatsache. Es dient fortan vielmehr in manchen Fällen neben der Wasserspeicherung noch der Festigkeit, indem die Zellwände, oft große Poren zeigend, sich mehr oder weniger stark verdicken. Selbst die Art der Streckung dieser parenchymatischen Zellen deutet oft schon hin auf das Prinzip der Festigkeit. So ordnen sich beispielsweise bei *Pinanga Kuhlii* an den Seiten des Skelettringes der Mittelrippe (Fig. 15), die etwa um das Dreifache der Dicke des Blattes über dieses nach der Oberseite hervorragt, die palisadenartig gestreckten, in diesem Falle chlorophyllführenden Zellen des Schwellgewebes (s) in Kurven; sie gehen von der Epidermis der Unterseite aus und legen sich rechtwinklig an den Skelettring respektive die Parenchymscheide an. Die Kurven stellen augenscheinlich Linien des größten Drucks dar und sind somit in mechanischer Hinsicht von Bedeutung. Einen ganz ähnlichen Fall bringt Schwendener in seinem „Mechanischen Prinzip“ zur Sprache und zwar unter dem Kapitel: „Verhalten des Parenchyms“ (l. c. p. 86; Taf. X, Fig. 1). In ähnlichen Kurven ordnen sich die Zellen des Schwellgewebes an der Rhachis. Die Zellreihen bilden gleichsam die Streben zwischen der festen Rhachis und der ausgespannten Spreite (auch in dem Gewebepolster an den Insertionsstellen der Fiedern resp. Fiedergruppen).

Das Schwellgewebe ist bei den verschiedenen Arten von wechselnder Größe und ist der Festigkeit halber nicht selten von Baststrängen durchzogen, deren Zahl und Größe sich naturgemäß im ganzen und großen nach der Stärke der betreffenden Spreite richten. Dabei habe ich namentlich das Schwellgewebe an den Hauptrippen, also im Winkel der ehemaligen Faltenkanten im Auge. Bei den Fiederblättern mit typischem Skelettring in der Mittelrippe teilt dieser das Schwellgewebe (s) in zwei seitlich gelegene Teile (Fig. 15 und 17), während es bei den typischen Fächerblättern gerade über der Hauptrippe am stärksten entwickelt ist und somit ungeteilt bleibt (Fig. 1, s). Diesbezügliche Übergänge gehen mit denjenigen hinsichtlich des bereits erwähnten Skelettgewebes der betreffenden Hauptrippen (vgl. p. 93) meistens Hand in Hand, was im speziellen Teil bei den betreffenden Arten (*Thrinax Miraguana, Jubaea spectabilis*) näher dargelegt ist.

Nach Erledigung der Behandlung der Hauptrippen und des Schwellgewebes mag noch ein Wort über den Rand der Fiedern und Fächerstrahlen gestattet sein. Bei gewissen Species[1]) vollzieht sich der Desorganisationsprozeß (die Ursache der Fieder- bezw. Strahlenbildung) schon vor der Differenzierung der Zellen zu verschiedenen Geweben, also in einem außerordentlich frühen Entwickelungsstadium, in dem die Spreitenlamelle noch ganz meristematisch ist. Diese Tatsache macht das Vorhandensein einer normalen Epidermis am Rande der Fiedern bezw. Fächerstrahlen der betreffenden Palmen[2]) verständlich; denn wäre die Teilung nach der Differenzierung der Zellen zu verschiedenen Geweben erfolgt, so hätte sich am Rande unmöglich eine normale Epidermis entwickeln können. Wollte man aber dennoch diesenfalls von einer nachträglichen Epidermisbildung reden, so müßten die betreffenden Zellen sich doch ohne Zweifel in irgend etwas, sei es in Form, Größe oder Anordnung von den benachbarten normalen Epidermiszellen unterscheiden und sich von diesen abheben; nach meiner Meinung müßten die nachträglich gebildeten Zellen mehr den Charakter von Elementen annehmen, die sich an vernarbten Stellen finden. Das letztere findet nun tatsächlich statt bei allen übrigen untersuchten Palmen, von denen denn auch bei mehreren (zum Beispiel bei *Caryota urens* und einigen *Phoenix*-Arten) nachgewiesen ist, daß die Teilungen sich in einem späteren Entwickelungsstadium vollziehen. Die betreffenden Stellen regenerieren keine normale Epidermis, sondern zeigen einen Komplex dickwandiger, oft etwas gestreckter, vielfach mit Poren versehener, unregelmäßig gelagerter Zellen, mitunter von unregelmäßiger und ganz verschrobener Form. Diesen Zellkomplex bezeichnet Eichler als „totes Gewebe“, ohne jedoch seine Behauptung zu begründen. Meines Erachtens sind die Zellen derartiger Vernarbungsstellen als lebende Elemente anzusprechen, wenigstens so lange, bis der Beweis des Gegenteils erbracht ist. Wohl aber können diejenigen Zellen oder Zellwände als abgestorben bezeichnet werden, die dem desorganisierten Gewebestreifen angehörten und etwa als Reste an der vernarbten Stelle des Randes haften geblieben sind.

---

[1]) Zum Beispiel bei *Rhapis flabelliformis* (nach Naumann und Deinega), bei *Rhapidophyllum Hystrix* (nach Naumann).

[2]) Unter den von mir untersuchten Arten außer bei *Rhapis flabelliformis* und *Rhapidophyllum Hystrix* noch bei *Mauritia vinifera, Thrinax Miraguana, Cocos plumosa, C. coronata* und *Jubaea spectabilis,* die aber bezüglich des Zerschlitzens ihrer Blätter noch nicht entwickelungsgeschichtlich untersucht sind.

Endlich seien noch die von Mettenius mit dem Namen „Stegmata“ belegten Zellen mit ihren Kieseleinschlüssen, sowie die aus Kalkoxalatnadeln bestehenden Raphidenbündel erwähnt. Letztere sind nicht bei allen Palmen vorhanden. Sie variieren bezüglich der Anzahl und Größe bei den verschiedenen Arten ganz erheblich und mit ihnen die zugehörigen Behälter, jedoch derart, daß die Raphidenbündel oft in einer mächtigen Schleimmasse eingebettet liegen, während sie für diese in anderen Fällen weniger Raum übrig lassen. Entsprechend der Parallelität so vieler Elemente bei Organen monocotyler Gewächse strecken sich auch die Raphidenzellen in der Richtung der Hauptachse der Blattsegmente. Ihre Gestalt variiert zwischen der einer Spindel und eines Zylinders mit abgerundeten Enden.

Während die Raphiden keineswegs bei jeder Species vorkommen, bezeichnete Licopoli die Kieseldrusen geradezu als ein Charakteristikum der Palmen, und in der Tat sind die besagten Gebilde bei sämtlichen untersuchten Arten gefunden worden. Daß Stegmata mit Kieselkörpern überhaupt bei Palmen vorkommen, ist durch Rosanoff bekannt geworden. Nachdem später Treub, Licopoli und Solla in dieser Reihenfolge über die „Palmen-Deckzellen“ berichtet haben, hat Kohl diese Bildungen innerhalb der großen Palmenfamilie einer eingehenden und vergleichenden Untersuchung unterzogen. Was den Ort ihres Vorkommens im Blattgewebe betrifft, will Solla sie außer als Begleiter der Gefäßbündel noch im parenchymatischen Gewebe und mitunter auch an Bastbündeln beobachtet haben. Dementgegen kann ich zufolge meiner Untersuchungen behaupten, daß die Kieselkörper führenden Zellen, wenigstens in den Blattorganen der Palmen, so gut wie ausschließlich als Begleiter von Baststrängen anzusprechen sind, sowohl von Bündelbelegen und Bastscheiden der Queranastomosen, als auch von subepidermalen Rippen, sowie isolierten im Mesophyll zerstreut liegenden Strängen. Sie finden sich an der Oberfläche der Skelettstränge unregelmäßig zerstreut oder in Längslinien angeordnet. Bei manchen Arten bilden sie lange ununterbrochene Reihen, indem sie lückenlos aneinander schließen und zwar wie die Glieder eines Rosenkranzes. Diese Verhältnisse, sowie die Anzahl der in Rede stehenden Gebilde wechseln mit der Species in hohem Grade.

Die Stegmata haben die Form einer Kugel oder Bi-bis Planconvexlinse. Ihre der resp. den betreffenden Bastzellen anliegende Membranpartie ist mehr oder minder verdickt, während die gegenüberliegende, ausgebauchte Wandpartie in der Mitte zart bleibt und, gegen den Rand zu nach und nach kräftiger werdend, allmählich in die stark verdickte Partie übergeht. Die Innenseite der Wand habe ich nie ganz glatt gefunden, sondern mehr oder minder zackig oder grubig, ganz entsprechend dem in der Zelle enthaltenen, mit Spitzen oder mehr knötchenförmigen Protuberanzen versehenen Kieselkörper, der so gut wie ganz das Zelllumen ausfüllt. Ein solches Krystallaggregat ist im ganzen und großen entweder kugelrund oder hat die Form eines Hütchens oder einer mehr oder minder rundlichen Scheibe. Über die Funktion der hier besprochenen Stegmata und Kieselkörper ist bis heute nichts Sicheres bekannt.

Bevor ich nun zum speziellen Teil übergehe, in welchem neben einer genauen und ausführlichen Darstellung der Blattspreitenanatomie der untersuchten Arten gleichzeitig der Nachweis geführt werden soll, daß jede Palmenart in ihrer Blattanatomie dem betreffenden Standort und Klima entspricht, und daß ein und dieselbe Art ebenfalls aus Zweckmäßigkeitsgründen auf die ihr gebotenen veränderten Lebensbedingungen reagiert, will ich noch mit wenigen Worten auf die Lebensbedingungen der Palmen ganz im allgemeinen, sowie auf die wichtigsten derjenigen Vorkehrungen eingehen, welche Palmen treffen, die Zeiten ungünstiger Lebensbedingungen zu überstehen haben.

Nach Drude's Angaben (Drude II, p. 19) wachsen die Palmen „in so verschiedenen Ländern und unter so verschiedenen Lebensverhältnissen, daß sich die Bedingungen ihres Vorkommens durchaus nicht in bestimmte Gesetze bringen lassen; Frost können sie nicht erleiden, und das Wasserbedürfnis ist bei allen verhältnismäßig groß: dies ist das einzig Allgemeine, was sich ausnahmslos bestätigt. Auch darf man hinzufügen, daß die größere Menge von Palmenarten unausgesetzter Niederschläge bedarf und die Gegenden meidet, in denen regenlose Winter die Vegetationsperiode unterbrechen; aber wie wenig diese Regel ausnahmslos ist, beweist das häufige Vorkommen von Dattelpalmen in Nordafrika und Arabien, das üppige Gedeihen der Dumpalme Ägyptens; in den zur Winterzeit dürr und unbelaubt dastehenden Wäldern der Provinz Minas Geraes in Brasilien ist die zahlreich eingestreute *Cocos coronata* neben den Epiphyten auf den Laubbäumen oft das einzige Grün;

an unterirdischen Wasserzuflüssen darf es allerdings diesen Palmen ebensowenig fehlen." Palmen, wie überhaupt alle Pflanzen an derartigen Standorten mit längeren Trockenperioden bedürfen aber, falls sie ihr Leben fristen wollen, in ihren Assimilationsorganen besonderer Schutzvorrichtungen gegen übermäßige Transpiration. Entbehren sie jeglichen Transpirationsschutzes, so ist der Wasserverlust durch Transpiration in den trockenen Perioden größer, als die Wurzeln trotz der Gegenwart hinreichender Bodenfeuchtigkeit zuzuführen vermögen, und die Pflanze muß verdursten. Von den nun tatsächlich vorhandenen Schutzeinrichtungen gegen die Gefahren einer übermäßigen Transpiration, den sogenannten xerophytischen Merkmalen, will ich an dieser Stelle diejenigen zur Sprache bringen, die bei meinen Untersuchungen an Palmenblättern zutage traten.

An erster Stelle erwähne ich das Hautgewebe. Wird schon durch eine Verdickung der Epidermisaußenwand an sich die Verdunstung etwas verzögert, so geschieht dies in ganz besonders hohem Maße durch Cutinisierungen und zwar wegen der geringen Permeabilität des Korkes für Wasser. Die Verkorkung bleibt nun keineswegs immer auf die Außenwand beschränkt, sondern ergreift auch die übrigen Wände der Epidermiszellen und in extremen Fällen selbst auch sämtliche Wände der subepidermalen, farblosen Schicht. Mit dem Vorhandensein einer dicken Außenwand ist zugleich über den Spaltöffnungen ein Krater und somit ein windstiller Raum geschaffen, dessen Bedeutung natürlich gleichfalls in der Herabsetzung der Transpiration besteht. Demselben Zwecke dient auch die Einsenkung der Spaltöffnungen. In gleichem Sinne wie Korksubstanz wirkt Wachs. In gewissen Fällen ist die ganze Epidermisaußenwand von einer mehr oder minder dicken Wachsschicht überzogen, in anderen dagegen ist nur der Krater über den Spaltöffnungen mit körnigem Wachs angefüllt. Ob und inwiefern die bei manchen Palmen vorkommenden Emergenzen mit der Transpiration in Beziehung stehen, mag dahingestellt bleiben.

Ferner kann an dem Durchlüftungssystem der xerophytische Charakter zum Ausdruck kommen, indem es sich zu einem engen Kanalnetz reduziert, während in anderem Falle, so in den Blättern mit typischem Schwammgewebe, die Interstitien zu bedeutender Ausbildung gelangen. Auch ist bei xerophytisch gebauten Arten das Mesophyll oft etwas dickwandiger und kleinzelliger, als bei denjenigen, die günstige Standorte bewohnen.

Als ein nicht zu unterschätzendes xerophytisches Merkmal hat sich endlich ein gut ausgebildetes peripherisches Skelett erwiesen. Falls dieses an ein Hautgewebe grenzt, dessen sämtliche Wände verkorkt sind, dient es selbstverständlich, wenn vielleicht auch nur in geringem Grade zur Herabsetzung der Verdunstung und zwar um so mehr, je kleiner die Lücken in dem Skelettmantel sind und je dicker der letztere ist. Seine mechanische Bedeutung aber ist weit größer. Indem es nämlich zur Erhaltung der Querschnittform dient, verhindert es das Schrumpfen, falls die Transpiration ein gewisses Maß überschreiten sollte. Das ist die Funktion und die nicht zu unterschätzende Bedeutung des subepidermalen Skelettgewebes als xerophytisches Merkmal; denn ein vollständiges Schrumpfen der assimilierenden Organe würde das Ende der Pflanze bedeuten.

Zum Schlusse erwähne ich anhangsweise noch das subepidermale Wassergewebe. Es findet sich zwar in größerer oder geringerer Ausbildung bei allen untersuchten xerophil gebauten Palmen, ist aber trotzdem, wie wir gleich sehen werden, keineswegs als xerophytisches Merkmal aufzufassen. Es hat augenscheinlich während der kurzen heißesten Tageszeit den Bedarf der assimilierenden Schichten zu decken, wenn trotz des Vorhandenseins die Verdunstung herabsetzender Einrichtungen der Wasserverlust durch Transpiration zu groß werden sollte.

Palmen, die Gegenden ohne längere Trockenperioden bewohnen, bedürfen der erwähnten xerophilen Eigenschaften nicht. Sie sind höchstens während der kurzen heißesten Tageszeit solchem Transpirationsgrad ausgesetzt, dem noch durch volle Inanspruchnahme eines Wasserreservoirs begegnet werden kann. Dieses ist denn auch tatsächlich bei den betreffenden, hygrophilen Palmen vorhanden und zwar gleichfalls in Form eines peripherischen Wassergewebes. Ähnliche klimatische Verhältnisse haben wir selbst in unseren Breiten. Zur Mittagszeit heißer Sommertage ist die Wasserabgabe mittels Transpiration größer als die Zufuhr durch die Wurzeln. Ein Wasserreservoir, das die Differenz, also den absoluten Verlust auf seine Kosten übernehmen könnte, ist bei unseren einheimischen Gewächsen nicht vorhanden. Sie vermögen den Wassermangel bis zu einem gewissen Grade zu ertragen. Erreicht aber die Transpiration einmal eine außergewöhnliche Stärke, so nimmt die Turgescenz der Gewebe der Blätter erfahrungsgemäß so stark ab, daß sie schlaff herabhängen, welken und sogar unter Umständen ihre Lebenstätigkeit einbüßen.

Aus vorstehendem geht zur Genüge hervor, daß das Wassergewebe kein xerophytisches Merkmal ist. Es findet sich nämlich einmal nicht nur bei xerophilen, sondern auch bei hygrophilen Palmen und vermag zum andern täglich nur so lange Dienste zu leisten, als der Wasservorrat reicht, während die Funktion eines xerophytischen Merkmals zeitlich unbegrenzt ist.

Palmen nun, die gemäß ihrer natürlichen Standortsverhältnisse zu keiner Zeit ein beträchtliches Überschreiten einer gewissen Transpirationsgröße zu fürchten haben, fehlt mitunter außer den xerophytischen Merkmalen selbst das Wassergewebe *(Pinanga Kuhlii)*. Es tritt sogar der Fall ein, daß umgekehrt die Transpiration von dem Wurzeldruck so sehr übertroffen wird, daß Sicherheitsventile, Wasser secernierende Organe, Hydathoden (Fig. 14) erforderlich werden *(Pinanga Kuhlii)*, sofern kein Wasser in die Interzellularen gepreßt werden soll, wo es ohne Zweifel schädliche Wirkungen verursachen würde.

Nach diesem allgemeinen Teil wende ich mich zum speziellen und beginne mit den Fächerpalmen, auf die ich dann die Palmen mit gefiedertem Blatte folgen lasse.

Bei der Wahl der zur Darstellung gekommenen Gattungen resp. Arten waren mir drei Gesichtspunkte maßgebend. Vor allen Dingen berücksichtigte ich nicht nur stark xerophil und ausgeprägt hygrophil gebaute Palmen, sondern auch solche mit mittelmäßigem Transpirationsschutz. Zum andern sind möglichst viele Blattformen herangezogen worden. Drittens habe ich nicht nur aus jeder Unterfamilie, sondern sogar aus jedem Tribus (ausgenommen *Lepidocaryinae-Metroxyleae*) einen oder mehrere Vertreter gewählt und noch dazu derart, daß die untersuchten Gattungen auf zehn von den vorhandenen fünfzehn Untertribus entfallen.

II. Spezieller Teil.

a. Fächerpalmen.

1. **Sabal umbraculifera** Mart.

Diese Palme mit etwa achtzig Fuß hohem Stamm bewohnt die Antillen. Letztere wie überhaupt die westindischen Inseln liegen in einer Zugstraße von Cyklonen und haben ein ausgesprochen tropisches Klima. Auf eine Regenzeit folgt eine längere Trockenperiode. Welche Eigentümlichkeiten im anatomischen Blattbau unserer Palme diese in den Stand setzen, die regenlosen Zeiten überdauern und den Stürmen widerstehen zu können, soll in folgender Beschreibung der Blattanatomie an zugehöriger Stelle zum Ausdruck kommen.

Die riesige, von einem gewaltigen Petiolus getragene, gleichmäßig gefächerte Spreite besitzt induplizierte Strahlen, so daß jede untere Hauptrippe (Fig. 1) als Mittelrippe eines Strahles fungiert. Da die in den Oberkanten erfolgten Hauptteilungen verhältnismäßig nicht übermäßig tief reichen, so sind auch die oberen Hauptrippen ziemlich lang. Sie und die unteren Hauptrippen (Strahlmittelrippen) sind außer der relativ langen Rhachis die Hauptträger der gewaltigen Spreite. Die kräftigen Belege der zahlreichen zerstreutliegenden Leitbündel (m) und die isolierten, peripherisch gelegenen Skelettstränge verleihen ihnen eine enorme Leistungsfähigkeit. Eine besondere Mächtigkeit erlangt auch das Schwellgewebe (s) in den Winkeln der unteren (Fig. 1) und oberen Hauptrippen.

Die Lamina zeigt isolateralen Bau. Die Epidermiszellen erscheinen am Flächenschnitt als kleine polygonale Zellen, deren Wände verhältnismäßig derb und ungetüpfelt sind. Querschnitte lehren, daß die Höhe dieser Zellen noch weit geringer ist, als irgend eine der übrigen Ausdehnungen. Eine ganz besonders starke Verdickung hat die Außenwand erfahren; sie übersteigt bei weitem die Höhe des zugehörigen Lumens. Unter der Epidermis befindet sich eine relativ niedrige Wassergewebeschicht, durchschnittlich aus fast isodiametrischen Zellen bestehend. Doch ist deren Höhe durchweg kleiner als die Länge und Breite, und in vielen Fällen übersteigt eine der beiden letztgenannten Ausdehnungen die andere. Diejenigen Zellen, bei denen die Breite die Länge mehr oder weniger übertrifft, finden sich über den noch zu besprechenden subepidermalen Bastrippen. Die Wände der Wassergewebezellen sind ebenso dick, als die Radial- und Querwände der Epidermiszellen und wie diese gleichfalls ohne Poren.

Sämtliche Wände der Epidermis- sowie der Wassergewebezellen sind bis auf eine das Zelllumen auskleidende dünne Schicht cutinisiert, und damit ist die Gefahr einer zu starken Transpiration in ausgiebiger Weise vermieden. Die auf Ober- und Unterseite in großer Anzahl vorhandenen Stomata sind sehr klein. Dieselben besitzen zwei Nebenzellen, und ihre Spalte stellt sich parallel der Längsachse des Blattes: zwei Eigenschaften, die bei den Spaltöffnungen aller andern Palmen wiederkehren. Die Schließzellen liegen zwar nur wenig unter dem Niveau der Epidermiszellen, aber dennoch ist über der Mündung des Stomakanales zwecks Herabsetzung der Transpiration ein windstiller Raum geschaffen. Wegen der enormen Verdickung der Epidermiszellenaußenwand liegen nämlich die Spaltöffnungen weit unter dem Niveau der Blattoberfläche (ähnlich wie Fig. 3*a* zeigt). Der so entstandene Krater ist, um der betreffenden Gefahr noch mehr vorzubeugen, mit körnigem, wegen der dazwischen gelagerten Luft schwarzbraun erscheinendem Wachs angefüllt. Als dem Hautgewebe angehörende Bildungen erwähne ich an dieser Stelle noch die von Pfister (l. c. p. 7) als Hautwarzen bezeichneten Gebilde, die sich sowohl an der Rhachis, als auch an den Hauptrippen finden.

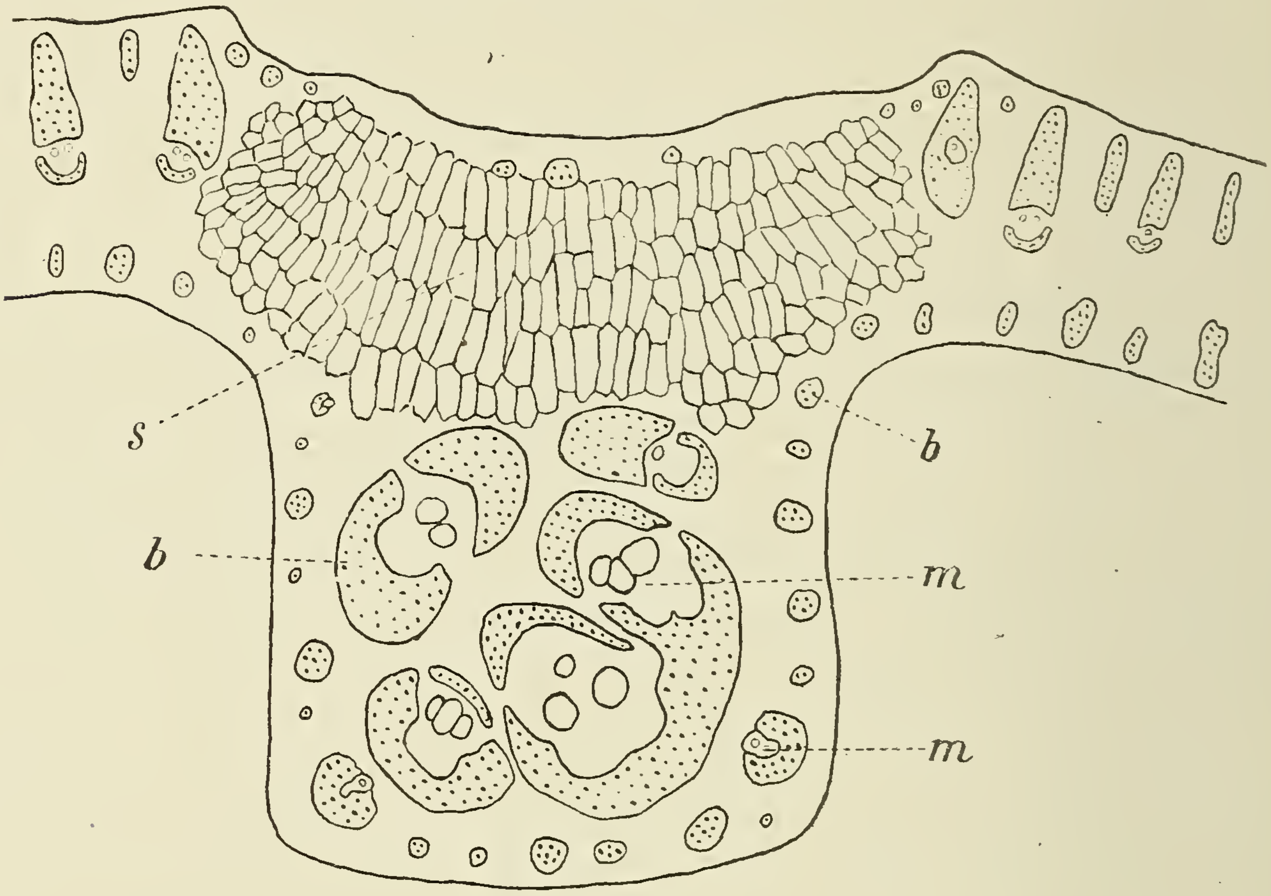


Fig. 1.

Querschnittsbild der Mittelrippe eines Fächerstrahles von *Sabal umbraculifera* (Exemplar vom natürlichen Standort). — m Mestom. b Bast. s Schwellgewebe.

Verleiht schon die äußerst dicke Epidermisaußenwand, vor allen Dingen aber die vollständige Cutinisierung sämtlicher Wände des zweischichtigen Hautgewebes, sowie das Vorhandensein eines tiefen, mit körnigem Wachs erfüllten Kraters über den Spaltöffnungen dem Blatte ein stark xerophiles Gepräge, so hat der Standort nicht minder dem Assimilations- und Skelettgewebe seinen Stempel aufgedrückt. Die beiden letzteren streiten sich bekanntlich aus Zweckmäßigkeitsgründen um den peripherischen Raum im Blatte. In denselben haben sich wie gewöhnlich, so auch in dem vorliegenden Falle beide geteilt.

Das verhältnismäßig kleinzellige, raphidenfreie Assimilationsgewebe besteht ganz im Einklange mit der intensiven Insolation zu beiden Seiten aus mehreren Palisadenschichten, die nach innen allmählich in ein an Chlorophyll ärmeres Gewebe übergehen, dessen Zellen mit schwach verdickten Wandungen im allgemeinen isodiametrisch sind, während die dünnwandigen Palisaden am Flächenschnitt Kreise darstellen und sich somit als zylinderförmige Zellen erweisen. Indem die Interstitien fast überall verhältnismäßig klein sind, ist das Durchlüftungssystem zwecks Herabsetzung der Transpiration auf ein Minimum reduziert und besitzt das Mesophyll ein relativ festes Gefüge. An Längs- und Querschnitten zeigen die langen aneinander liegenden Wände zweier benachbarter Palisaden, namentlich der ersten Schicht unter den Spaltöffnungen einige kreisrunde Interstitien, so daß zwei benachbarte Zellen derselben Schicht mehr als eine Berührungsfläche miteinander gemein haben. Diese runden Gänge erinnern bis zu gewissem Grade an die sogenannten Ringkanäle. Alle übrigen Mesophyllzellen, namentlich die etwas dickwandigeren, isodiametrischen des Innern, sind stark getüpfelt.

Das Skelett besteht der Hauptsache nach aus zahlreichen, sehr weit ins Innere vorspringenden, subepidermalen Bastrippen, von denen diejenigen der Oberseite die größte Höhe erreichen. An diese lehnen sich die Mestombündel an, so daß die subepidermalen Bastrippen der Oberseite als Hadrombelege dienen. So erklärt es sich, daß die meisten Leitbündel der hohen Rippen wegen zwar fast, aber nicht ganz genau in der Mitte des Blattquerschnittes liegen. Genau in der Mittelebene finden sich ausnahmslos die großen Bündel, von denen jedes den ganzen Raum zwischen zwei genau opponiert gestellten Bastrippen einnimmt und so als Füllgewebe des so entstandenen I-Trägers dient. Die Gurtungen dieser durchgehenden Träger haben aber mehr oder weniger die Form eines hohen Holzbalkens verlassen und diejenige sichelförmiger Belege angenommen. Als Füllungen von I-Trägern fungieren aber auch die erstgenannten kleinen Bündel (von denen nur die wenigen größeren genau in der Mitte des Mesophylls liegen), indem auch sie Leptombelege besitzen. Da diese nur zwei- oder dreischichtig sind und überdies nur wenig unterhalb der Mitte des Blattquerschnittes liegen, so haben sie augenscheinlich hauptsächlich den Zweck lokalmechanischen Schutzes. An Flächenschnitten zeigen viele Poren der Bastfasern in jeder Wand je eine Erweiterung, so daß jeder

Tüpfelkanal von dem Lumen einer bis zu dem einer benachbarten Zelle zwei blasenförmige Erweiterungen besitzt.

Das Leptom der großen Mestombündel hat Sichelform. Die Spitzen, die also seitlich vom Hadrom liegen, sind durch dickwandiges Parenchym von dem Hauptleptomteil getrennt. Gleiche, vielfach aber bedeutend schwächere Elemente finden sich auf der Grenze von Hadrom und Leptom, jedoch sind sie zwischen Hadrom und den seitlich gelegenen kleinen Leptomgruppen oft bis zum Verschwinden reduziert. Auch zeigen sich bei vielen kleinen Bündeln, etwa auf der Grenze von Hadrom und Leptom, Züge dickwandiger Parenchymzellen.

Parenchymscheidenzellen finden sich bei großen Leitbündeln nur an den Flanken, aber nicht nur in der Region der Zugänge, sondern sie erstrecken sich noch ziemlich weit über die Arme der sichelförmigen Belege. Bei kleinen Bündeln umgibt die Parenchymscheide vollständig den wenigschichtigen Leptombelag und ist nur über dem Hadrom geöffnet. Doch auch hier greift die Scheide eine nicht geringe Strecke weit über den Belag, die subepidermale Bastrippe. Die Scheidenzellen heben sich sowohl am Querschnitt, als auch am Längs- und Flächenschnitt nicht nur durch ihre Form und Größe, sondern auch durch den gänzlichen Mangel an Chlorophyll sehr deutlich von dem angrenzenden Gewebe ab. An dem untersuchten Alkoholmaterial fallen sie selbst dem ungeübten Auge schon auf durch die braune Färbung ihres Inhalts. Die Scheide besteht zum großen Teil aus Zellpaaren, von denen jedes durch sekundäre Teilung aus der noch deutlich erkennbaren Mutterzelle hervorgegangen ist. Die sekundäre, meistens radial zum Bündel gerichtete Wand ist aber hier wegen der intensiven Färbung lange nicht so gut zu beobachten, als beim Treibhausexemplar.

Die Beschreibung hat gezeigt, daß die gewaltige Spreite in dem Skelett der Hauptrippen wie der Lamina ein sehr biegungsfestes Gerüst besitzt. Es ist daher begreiflich, daß die Spreite imstande ist, nicht nur ihr Eigengewicht zu tragen, sondern auch bei starkem Winde, der doch rechtwinklig zur Spreite die größte Angriffsfläche findet, dem Einknicken kräftig zu widerstehen. Die nötige Festigkeit gegen das mechanische Zerschlitzen in der Richtung der Längsachse des Blattes gewähren die sehr zahlreichen, fast ausschließlich aus Bast bestehenden Queranastomosen. Sicherheit gegen das seitliche Einreißen ist dadurch erzielt, daß der Rand eine Strecke weit stark verdickt ist und einem breiten Kleidessaume gleicht (ähnlich wie Fig. 2 zeigt). Damit dieser auch die gehörige Festigkeit erlangt, stehen die Träger am Rande viel gedrängter und sind überdies hier weit kräftiger als anderswo in der Lamina.

Es gelangte auch ein Treibhausexemplar zur Untersuchung. Im Treibhaus findet die Pflanze ganz andere Lebensbedingungen, als in der freien Natur ihrer Heimat. Es fehlt der versengende Sonnenbrand und der die Verdunstung beschleunigende und zugleich das Blatt mechanisch in Anspruch nehmende Wind; vor allen Dingen aber treten keine Trockenperioden ein: es wird vielmehr das ganze Jahr hindurch für gleichmäßige Temperatur und Feuchtigkeit gesorgt. Die Gefahr einer übermäßigen Transpiration und des damit Hand in Hand gehenden zu starken Schrumpfens der Blätter ist also ausgeschlossen. Damit sind die erwähnten xerophytischen Merkmale als überflüssig zu erachten. Da andererseits jedoch Vererbung zu erwarten ist, so ist es interessant zu wissen, ob und in welchem Grade die Blätter unserer Palme auf die veränderten Lebensbedingungen reagieren. Zu diesem Zwecke lasse ich hier einen Vergleich der Blattanatomie des Treibhausexemplares mit der oben beschriebenen Blattanatomie des Exemplares vom natürlichen Standort folgen.

Die betreffende Palme hat viele Jahre in demselben Treibhause gestanden und ist zu einem hohen Baume herangewachsen. Zur Untersuchung wählte ich die ältesten, vollständig ausgewachsenen Blätter. Die Dicke des Blattes, sowie diejenige sämtlicher, verkorkter Epidermiszellwände ist beim Treibhausexemplar merklich geringer als beim Tropenexemplar, und somit liegen zugleich die Stomata weniger tief unter dem Niveau der Blattoberfläche. Sehr stark reduziert aber sind die Skelettstränge, die Leptombelege bei manchen kleinen Bündeln z. B. bis zum Verschwinden. Überdies sind die einzelnen Bastfasern weitlumiger. Die Zahl der Palisadenschichten ist geringer: jedenfalls eine Folge der schwächeren Beleuchtung. Das innere, aus isodiametrischen Zellen bestehende, an Chlorophyll ärmere Gewebe dagegen ist ein wenig umfangreicher, da sowohl die Anzahl der betreffenden Zellschichten, als auch die Größe der Interzellularen gewachsen ist.

2. **Sabal Adansonii** Guerns.

ist eine häufige Zwergpalme in Florida und Carolina. Der Südosten Nordamerikas hat trotz der Meeresnähe und der Nähe der warmen Golfströmung bekanntlich ein kontinentales Klima, heiße Sommer und strenge Winter alternieren miteinander. Die Wärmezunahme nach Süden erfolgt sehr rasch. Das südliche Florida, obgleich noch nördlich vom Wendekreis, ist in Bezug auf seine Wärmeverhältnisse schon ganz tropisch. Im südöstlichen Teile Nordamerikas herrschen im allgemeinen die Niederschläge des Sommerhalbjahres weitaus vor: es ist ein Gebiet der Sommerregen. An der atlantischen Küste nehmen nach Süden hin die Sommerregen zu und die Winterniederschläge ab, so daß im äußersten Süden, in Florida, auch die Regenverteilung einen tropischen Charakter annimmt. Zwar kann von eigentlichen Trockenperioden nicht die Rede sein; immerhin aber erheischt das kontinentale Klima bei den Pflanzen einen ausgiebigen Transpirationsschutz, zumal die stark vorherrschenden Nordwestwinde, die die Verdunstung noch wesentlich beschleunigen, von ziemlicher Heftigkeit sind.

Ob und inwieweit die Blätter dieser Palme in ihrem anatomischen Bau den Standortverhältnissen entsprechen, mag nachstehende Beschreibung zeigen.

Was die Morphologie des Blattes anbelangt, gilt hier dasselbe, was ich schon bei *Sabal umbraculifera* ausgeführt habe. Nur ist das Blatt außerordentlich viel kleiner und hat überdies eine geringere Dicke. Da beide Arten derselben Gattung angehören, zeigen sie in der Anatomie große Ähnlichkeit. Von den Unterschieden, die jetzt zur Darstellung kommen sollen, sind einige unzweifelhaft Artmerkmale, andere dagegen bringen die verschiedenen Standortsbedingungen mehr oder weniger zum Ausdruck.

Die Epidermisaußenwand ist nahezu so dick, wie die von *Sabal umbraculifera.* Die übrigen Wände der Epidermis, sowie die des Wassergewebes sind dünner, vor allen Dingen die ersteren. Die Anzahl der Palisadenschichten ist geringer, während das Schwammparenchym an Masse ein wenig gewinnt. Das ganze Skelett ist bedeutend schwächer, indem einmal die Querschnittfläche der einzelnen Baststränge kleiner und die Anzahl und Stärke der Queranastomosen geringer ist. Zum andern springen die subepidermalen Bastrippen nicht im geringsten so weit nach innen vor, als bei *Sabal umbraculifera.* Sie zeigen im Gegenteil, namentlich an der Unterseite, das Bestreben, sich abzurunden. Während bei *Sabal umbraculifera* an der Oberseite nur sehr wenige solcher Bastrippen vorhanden sind, an die sich keine Gefäßbündel lehnen, ist bei *Sabal Adansonii* etwa die Hälfte bündelfrei. Sekundäre Teilungswände in den Parenchymscheidenzellen der Leitbündel habe ich nicht beobachten können.

Die Zerklüftung des Leptoms der großen Bündel ist hier viel deutlicher ausgeprägt als bei voriger Palme. Das Hadrom ist nicht nur von dem Hauptleptom, sondern auch von den seitlich zu ersterem gelegenen kleinen Leptomgruppen deutlich durch eine Lamella dickwandigen Parenchyms geschieden. Die Parenchymlamellen, die die kleinen Leptomgruppen von dem Hauptleptomteil trennen, erreichen eine außergewöhnliche Stärke, indem sie sehr oft vier Zellschichten zeigen. Das Hauptleptom ist stark abgerundet und hat die Form einer Ellipse.

Die soeben beschriebene Zerklüftung des Leptoms kehrt bei den meisten kleinen Bündeln wieder im Gegensatz zu *Sabal umbraculifera.* Die Kleinheit des Querschnittes aber bedingt es, daß die seitlich gelegenen Leptomgruppen so nahe aneinander rücken, daß sie nur noch durch eine rechtwinklig zur Blattfläche gerichtete starke Lamelle dickwandigen Parenchyms geschieden sind. Danach stellt das Lamellensystem im Mestombündel im ganzen und großen ein liegendes H (⌶) dar. In vielen Fällen erscheint jedoch die betreffende Lamelle im Querschnitt so stark verkürzt, daß ein liegendes K (⩡) zustande kommt. Das Hauptleptom ist oft nicht größer als die beiden seitlich gelegenen Gruppen. Eine mehr oder weniger gut ausgebildete Schicht dickwandigen Parenchyms zwischen Hadrom und Leptom findet sich selbst bei den kleinsten Bündeln, bei denen die weiteren Parenchymlamellen fehlen.

Im übrigen zeigt *Sabal Adansonii* im anatomischen Blattbau keine nennenswerte Abweichungen von der vorigen Art. So ist vor allen Dingen auch der Transpirationsschutz am Hautgewebe in gleicher Weise und in fast derselben Stärke vorhanden.

Wie bei *Sabal umbraculifera,* so zog ich auch hier ein Treibhausexemplar zum Vergleich heran, um namentlich zu sehen, inwieweit *Sabal Adansonii* im anatomischen Bau ihrer Blätter auf die veränderten Lebensbedingungen reagiert. Es ergab sich dann ein ganz ähnliches Resultat wie bei der vorigen Species.

3. **Sabal Palmetto** R. et S.

ist in Nordamerika der nördlichste schöne Palmbaum von etwa dreißig bis vierzig Fuß Höhe. Er findet sich am häufigsten an der Seeküste von Carolina und Georgia und lebt somit im ganzen und großen unter denselben klimatischen Verhältnissen wie *Sabal Adansonii.* Daß auch sie ihren Lebensbedingungen angepaßt ist, wird ihre Blattanatomie lehren.

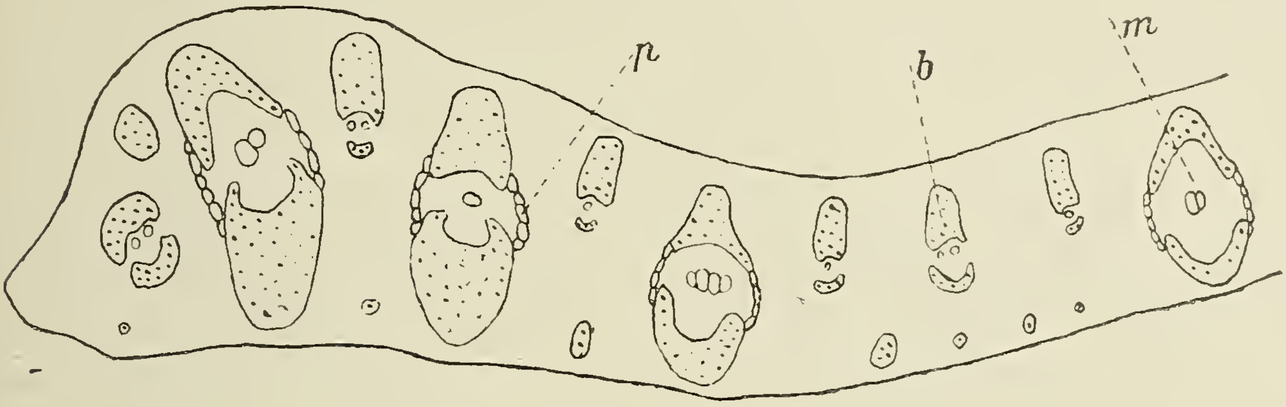


Fig. 2.
Querschnitt des Fächerstrahlenrandes von *Sabal Palmetto* (Exemplar vom natürlichen Standort). — m Mestom. b Bast. p Parenchymscheide.

Die Spreite des Blattes, das ebenfalls bedeutend kleiner ist als dasjenige von *Sabal umbraculifera,* ist erheblich dünner als diejenige der beiden vorigen Arten. Nichtsdestoweniger ist die Außenwand der Epidermis fast ebenso stark. Bezüglich der Dicke der übrigen Epidermiswände und der der Wände des Wassergewebes, sowie hinsichtlich der Form der subepidermalen Bastrippen zeigt das Blatt große Ähnlichkeit mit dem von *Sabal Adansonii.* Doch ist im Gegensatz zu dieser Art durchschnittlich die weitaus größte Mehrzahl der an der Oberseite gelegenen subepidermalen Bastrippen von Mestombündeln begleitet, ähnlich wie bei *Sabal umbraculifera.* Im Verhältnis zu seiner Dicke ist das Blatt ebenso reich an Bastmassen wie das von *Sabal Adansonii.* So hat auch der Rand (Fig. 2) der Fächerstrahlen eine enorme Verstärkung erfahren, ähnlich wie bei den vorigen Arten. Bezüglich der Zerklüftung des Leptoms gleichen die Leitbündel, namentlich die kleinen, denjenigen von *Sabal umbraculifera.* Das Schwammgewebe nimmt im Vergleich zu den Palisaden weniger Raum ein als bei *Sabal Adansonii.* Der Transpirationsschutz ist im allgemeinen in gleicher Art und Ausbildung vorhanden wie bei *Sabal Adansonii.* So befindet sich beispielsweise über den Spaltöffnungen (Fig. 3*a*) ein tiefer Krater, auch hier bedingt durch die enorme Verdickung der Epidermisaußenwand.

Die Blätter des Treibhausexemplares sind zwar ebenso dick, aber, wie die Anatomie lehrt, im einzelnen lange nicht so derb gebaut, wie die des soeben behandelten Exemplares vom natürlichen Standort. Die Bastfasern sind weitlumiger und die Skelettstränge durchgehends etwas dünner. Weit schwächer aber ist die Außenwand der Epidermis, so daß ein eigentlicher Krater über den Spaltöffnungen (Fig. 3*β*.) fehlt. Unter Verminderung des Palisadengewebes, wahrscheinlich infolge der geringeren Beleuchtung hat das Schwammparenchym an Umfang zugenommen und somit das Interzellularsystem an Größe bedeutend gewonnen.

4. **Rhapis flabelliformis** Ait.

Das untersuchte Material stammt aus Hongkong. Hier herrscht in den Sommermonaten während des Südwestmonsuns eine drückende Hitze, verbunden mit ziemlich großer Luftfeuchtigkeit. In der kälteren Jahreszeit dagegen bringt der Nordostmonsun eine große Trockenheit. Diese Lebensbedingungen spiegeln sich im anatomischen Bau des Blattes unserer Palme bis zu einem gewissen Grade wieder, wie aus folgender Darstellung zu entnehmen ist.

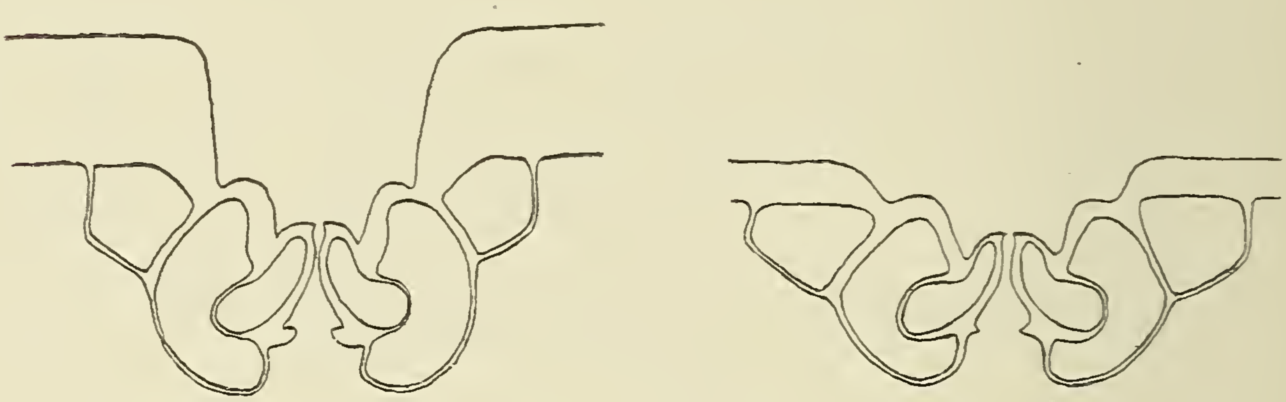


Fig. 3*α*. Fig. 3*β*.

Spaltöffnungsapparat im Querschnitt eines Blattes von *Sabal Palmetto* *α* vom Tropenexemplar, *β* vom Treibhausexemplar.

Der Blattfächer ist nur klein mit tiefen Spaltungen, so daß die Fächerstrahlen verhältnismäßig lang sind. Der Trennungsprozeß erfolgte weder in den oberen, noch in den unteren Kanten, sondern jedesmal zwischen einer oberen und einer unteren Kante und zwar derart, daß nach Wendland (l. c. p. 150) jedes Segment bei der Gattung *Rhapis* von einem bis drei oberen und ebensoviel unteren Hauptrippen durchzogen wird. Nach Drude (Drude I. p. 33) sind meistens zwei Paare von Hauptrippen in jedem Strahl vorhanden. Dementgegen kommen nach Naumann (l. c. Taf. V, Fig. 22) auch Fächerstrahlen vor, die eine ungerade Zahl von Hauptrippen führen (nach der Figur eine obere und zwei untere). Da die Anzahl der Hauptrippen der einzelnen Segmente unter allen Umständen variabel ist, so gehört *Rhapis flabelliformis* zu den Palmen mit unregelmäßig gefächerten Blättern.

Der Trennungsprozeß findet nach Naumann (l. c. p. 241) und Deinega (l. c. p. 493) in einem sehr frühen Entwickelungsstadium statt. Da zu solcher Zeit die Spreite noch ganz meristematisch ist und die Zellen noch nicht zu den verschiedenen Geweben differenziert sind, so ist das Vorhandensein einer normalen geschlossenen Epidermis am Strahlenrande des fertigen Blattes erklärlich. Derselbe Umstand macht es verständlich, daß sich die am Rande in großer Anzahl vorhandenen Zähnchen entwickeln konnten. Die Behauptung Naumanns (l. c. p. 230), daß die Gefäßbündelanastomosen gewöhnlich in diesen Zähnchen endigen, ist durchaus unhaltbar. Die großen Anastomosen sieht man schon sehr deutlich mit bloßem Auge, mit der Lupe auch die kleinen, und es ist daher leicht zu beobachten, daß verhältnismäßig nur sehr wenige nach den Zähnchen verlaufen. Aber auch diese erstrecken sich keineswegs in die Zähnchen hinein, wie Flächenschnitte lehren; sie enden vielmehr vor denselben. Die Zähnchen bestehen aus Parenchym mit dicken und porenreichen Wänden. Die Außenwand über den Zähnchen ist derber als in der Blattfläche. Derartige Zähnchen von ganz ähnlichem Bau finden sich auch und zwar ebenfalls in nicht geringer Anzahl an dem vorspringenden Teil sämtlicher Hauptrippen.

Untere sowohl wie obere Hauptrippen führen nur ein, und zwar ein großes Gefäßbündel, dessen dreiteiliges Leptom das Hadrom ziemlich weit umgreift. Noch mehr: das Leptom zeigt (auch bei manchen Bündeln der Lamina) die Tendenz, sich auf die Seiten des Hadroms zu drängen, indem dieses sich weit vorschiebt und sich dem Leptombelag stark nähert. Die Belege sind durchschnittlich von mittlerer Stärke. Das Schwellgewebe ist mächtig entwickelt, namentlich in dem Winkel der oberen Hauptrippen, wo es aus vier Schichten palisadenartiger Zellen besteht, während im Winkel der unteren Hauptrippen sich deren nur zwei befinden.

Zur Anatomie der Lamina übergehend beginne ich mit der Beschreibung des Hautgewebes. Die Epidermiszellen sind recht lang, aber von sehr geringer Höhe, die etwa der halben, schon geringen Breite gleich ist. Die recht derben und tüpfelfreien Radial- und Querwände zeigen am Flächenschnitt, nicht aber am Querschnitt, eine starke Wellung, die zur lokalen Festigung dient, weil durch sie die Ansatzfläche der Radial- und Querwände an die Tangentialwände wesentlich vergrößert wird. Alles dies gilt von den Epidermiszellen der Unterseite in höherem Maße, als von denen der Oberseite. Dicker als die genannten Wände ist die Außenwand, namentlich die der Oberseite. Sämtliche Wände der Epidermis sind bis auf eine das Zelllumen auskleidende Schicht cutinisiert. Damit ist ein während der Trockenzeit durchaus erforderlicher guter Transpirationsschutz gegeben. Überdies schmiegt sich zwecks Aussteifung der Epidermis dieser eine einschichtige Bastlage an, die nicht nur zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit beiträgt, sondern auch, wenn auch nur in geringem Grade, die Verdunstung verzögert. Die Bastlage ist an der Oberseite in wechselnden Abständen unterbrochen. Die so entstandenen Lücken sind nur klein und werden meistens von einer, in einzelnen Fällen von zwei Wassergewebezellen ausgefüllt, die im Querschnitt etwa so groß erscheinen wie eine Bastfaser, so daß sie die hier fehlenden Skelettelemente morphologisch vertreten. Die genannten Lücken werden größer über den oberen Hauptrippen, viel größer aber an der Unterseite der Lamina, so daß man hier besser von Bastrippen spricht. Über den unteren Hauptrippen dieser Seite fehlen die Skelettelemente sogar vollständig. Über dem Schwellgewebe der oberen und unteren Hauptrippen verlassen die Bastgruppen ihre subepidermale Lage, indem sie dasselbe in wechselnden Abständen im ganzen und großen auf der Grenze der ersten und zweiten Schicht durchziehen.

Von einem Wassergewebe kann nach obigen Ausführungen nur in den Unterbrechungsstellen des subepidermalen Skelettmantels die Rede sein. Dasselbe ist einschichtig und besteht, wie schon erwähnt, aus nur winzigen Zellen. In den genannten Lücken, also in deutlichen Längslinien angeordnet, finden sich auch die Spaltöffnungen, natürlich nur an der Blattunterseite, da sie größere Lücken verlangen, als an der Oberseite vorhanden sind. Sie sind nicht eingesenkt und schließen ihren Vor- und Hinterhof mit starken äußeren und schwächeren inneren Cuticularhörnchen ab. An der Unterseite der Lamina zeigen sich außerdem mehrzellige Haare, deren dicke Innenwände stark getüpfelt sind. Über den Charakter des Mesophylls, in dem Raphiden ziemlich häufig auftreten, kann ich leider nichts mitteilen, da das mir zur Verfügung stehende Herbarmaterial für eine nähere Untersuchung dieses Gewebes nicht geeignet war.

Die meisten Leitbündel der Lamina haben durchgehends nur einen ein- bis zweischichtigen Leptombelag. Ein auch nur schwacher Hadrombelag findet sich nur bei den größeren Bündeln, bei denen dann der Leptombelag etwas stärker wird. Sämtliche Bündel mit ihren Belegen, selbst die größten sind von dem Wassergewebe beziehentlich den subepidermalen Skelettelementen beider Seiten durch grüne Zellen getrennt.

Verleihen die beschriebenen Hauptrippen und die festgefügte, durch den Bastmantel ausgesteifte Epidermis dem Blatte die nötige Biegungsfestigkeit, so sind es die bereits erwähnten zahlreichen, fast ausschließlich aus Bast bestehenden Queranastomosen, welche die Lamina in sehr hohem Grade gegen das Zerschlitzen parallel der Längsachse schützen. Gegen das Einreißen in der Richtung der Querachse sind die Fächerstrahlen jedoch nur insofern gesichert, als die Epidermisaußenwand am Rande stärker verdickt ist, die Lücken im Skelettmantel hier seltener sind oder sogar fehlen und die Bastschicht sich stellenweise verdoppelt.

Das Treibhausexemplar zeigt im wesentlichen nur insofern eine nennenswerte Abweichung von dem Tropenexemplar, als sämtliche Wände der Epidermis dort etwas dünner und die Innenwände der letzteren nicht cutinisiert sind. Da ich über das Mesophyll des Tropenexemplares keine Angaben machen konnte, so mag über dasjenige des Treibhausexemplares eine kurze Bemerkung gestattet sein. Die erste Mesophyllschicht der Oberseite ist etwas palisadenartig und reich an Chlorophyll, während das übrige, aus isodiametrischen Zellen bestehende Mesophyll sehr lakunös und chlorophyllärmer ist.

5. **Rhapidophyllum Hystrix** (Fras.) Wdl. et Dr.

Von dieser Palme stand mir nur Herbarmaterial von einem Treibhausexemplar zur Verfügung. Doch stehe ich nicht an, neben der Angabe einiger morphologischer Eigentümlichkeiten die Anatomie des Blattes zu veröffentlichen. Ich bemerke noch, daß *Rhapidophyllum Hystrix* wie *Sabal Adansonii* in Florida und Süd-Carolina zu Hause ist. Da Vererbung zu erwarten ist, so vermute ich, daß das Klima dieser ihrer Heimat und die Standortsverhältnisse ihrer Schwestern daselbst im anatomischen Bau auch des vorliegenden Exemplares sich wiederspiegeln.

Rhapidophyllum Hystrix ist die einzige Art ihrer Gattung. Sie wurde früher zu *Chamaerops* gerechnet, unterscheidet sich aber trotz gewisser Ähnlichkeit wesentlich von den *Chamaerops*-Arten, so unter anderem durch die Entwickelung des Blattes. Dieser Entwickelungsunterschied macht sich auch am ausgebildeten Blatte bemerkbar durch die entschiedene Ähnlichkeit mit einem *Rhapis*-Blatte. Während es sich nämlich bei *Chamaerops* um eine regelmäßige Teilung handelt, die entlang den oberen Hauptrippen erfolgt und nicht sehr tief reicht, ist die Blattfläche von *Rhapidophyllum* wie bei *Rhapis* sehr tief, unregelmäßig und zwischen den Hauptrippen gespalten und zwar in sehr frühem Entwickelungsstadium (Naumann l. c. p. 231 und 241). Letzterer Umstand macht das Vorhandensein einer normalen Epidermis am Rande verständlich.

Bei der jetzt folgenden Besprechung der verschiedenen Gewebearten der Lamina nehme ich gelegentlich Bezug auf die Zeichnung von Drude (Drude I, p. 13, Fig. 12).

Die Epidermiszellen der Oberseite sind von geringer Höhe. Kaum nennenswert größer ist durchgehends die Breite. Die meisten Zellen sind mehr oder weniger deutlich gestreckt, während bei vielen jedoch die Breite nicht von der Länge übertroffen wird. Die Außenwand erreicht eine enorme Stärke, während die übrigen Wände nur mäßig verdickt sind und zahlreiche feine Poren besitzen. Im Querschnittsbilde wölbt sich die Außenwand in das Lumen der Epidermiszellen vor, so daß zu jeder Seite einer Radialwand ein spitzer Winkel entsteht. Dies hat Drude in seiner Zeichnung nicht zum Ausdruck gebracht. Die beiden konvergierenden Striche in der betreffenden Zeichnung, die von den der Außenwand anliegenden Winkeln einer Zelle weit in diese Wand hineinreichen, sind nach meinen Präparaten nicht zu verstehen.

Der Höhe der Epidermiszellen der Oberseite etwa gleich ist die Höhe und Breite derjenigen der Unterseite. Diese Zellen sind verhältnismäßig sehr lang. Während die mit zahlreichen feinen Poren versehenen Radial- und Querwände dünn sind, dünner als die der Epidermiszellen der Oberseite, so ist die Außenwand relativ dick, aber immerhin weit dünner als die der Oberseite. An der Blattunterseite befinden sich ziemlich große Hautschuppen, die mit ihrer mittleren Partie angewachsen sind. Hin und wieder fand ich ähnliche oder mehr warzenartige Gebilde auch am Rande und an den Hauptrippen, ja selbst an der Oberseite einer oberen Hauptrippe.

Die Außen-, Radial- und zum Teil auch die Innenwände der Epidermiszellen beider Blattseiten sind bis auf eine das Lumen auskleidende dünne Schicht verkorkt, und die Außenwand besitzt einen krustenförmigen Wachsüberzug. Damit ist dem Blatte ein vortrefflicher Transpirationsschutz verliehen. Sollte dieser in den Stunden stärkster Transpiration nicht ausreichen, so wird während dieser Zeit das vorhandene subepidermale Wasserreservoir in Anspruch genommen. Die derbwandigen Zellen des einschichtigen Wassergewebes, die nirgends durch die noch zu besprechenden peripherischen Bastrippen verdrängt werden, sind größtenteils quergestreckt. Nur selten wird umgekehrt die Breite von der Länge übertroffen; häufiger jedoch sind Länge und Breite einander gleich. Die geringste Ausdehnung ist in jedem Falle die Höhe. Immerhin aber beträgt die Lumenhöhe etwa das Doppelte von derjenigen der Epidermiszellen. Obgleich die Wassergewebezellen beider Seiten in Größe, Dicke der Wände und auch im ganzen und großen bezüglich der Form einander ziemlich ähneln, so tritt im Querschnittsbilde das Wassergewebe an der Oberseite doch weit besser in die Erscheinung, als an der Unterseite.

Das Durchlüftungssystem trägt mehr hygrophilen Charakter. Die nur an der Unterseite in mäßiger Anzahl vorhandenen Spaltöffnungen sind kaum als eingesenkt zu bezeichnen und besitzen eine große innere Atemhöhle. Der größte Teil des raphidenfreien Mesophylls ist ziemlich lakunös. Ein typisches Palisadengewebe ist nicht ausgebildet, wenn auch viele Zellen der ersten drei Schichten der Oberseite in diesem Sinne etwas gestreckt sind. Es finden sich hier auch die schon bei den *Sabal*-Arten (p. 101) erwähnten, an Ringkanäle erinnernden runden Interzellulargänge.

Die kleinen Mestombündel haben über dem Hadrom Parenchymscheidenzellen, über dem Leptom dagegen einen ein- bis zweischichtigen Bastbelag. Bei den großen Bündeln sind die Scheidenzellen auch über dem Hadrom durch Skelettelemente verdrängt, so daß nur noch ein kleiner Rest an den Flanken zurückbleibt. Während der Hadrombelag dieser großen Bündel fast stets an das Wassergewebe grenzt, das dann hier zweischichtig wird, erreicht der Leptombelag dasselbe nur in sehr seltenen Fällen, so zum Beispiel bei den großen randständigen Bündeln. Hat schon der Leptombelag in vielen Fällen mehr als lokale Bedeutung, so gilt dies namentlich von dem Hadrombelag, so daß nicht zu unterschätzende I-Träger zustande kommen. Während die Druckgurtung Sichelform hat, oft mit einem das Leptom in zwei Gruppen teilenden Fortsatz, nähert die Zuggurtung sich mehr oder weniger der Form eines hohen Balkens.

Die weitaus größte Skelettmasse repräsentieren die an der Oberseite befindlichen, hohen, subepidermalen Bastrippen. Sie sind bei dem von mir untersuchten Material im Verhältnis zum Blattquerschnitt bei weitem nicht so hoch, als Drude in seiner Zeichnung andeutet. Es liegt nahe, anzunehmen, daß Drude Material vom natürlichen Standort zur Untersuchung hatte. In diesem Falle wäre also auch hier eine gewisse Anpassung an extremere klimatische Faktoren zu konstatieren. Die genannten hohen Balken verlassen in der Nähe jeder unteren Hauptrippe allmählich ihre subepidermale Lage und durchsetzen in einem Bogen den unteren Teil des gut entwickelten Schwellgewebes, wo sie auffallenderweise eine enorme Mächtigkeit erlangen. Daß Bastrippen ein wenig nach innen rücken, ist jedoch auch in der Lamina garnicht sehr selten. Dieselben sind dann durch grüne Zellen von dem farblosen Wassergewebe getrennt. Die beschriebenen Skelettstränge fehlen an der Unterseite fast ganz. Sie finden sich hier einmal in der Region der oberen Hauptrippen, wo sie etwas seitlich beginnen und sich in ähnlicher Weise in das Schwellgewebe erstrecken, wie die Baststränge der Oberseite in dasjenige der unteren Hauptrippen. Zum andern zeigen sie sich eine gewisse Strecke weit zu beiden Seiten jeder unteren Hauptrippe. Die erwähnten Skelettstränge der Unterseite haben einen rundlichen Querschnitt und sind durchschnittlich kleiner und spärlicher als diejenigen der Oberseite.

Die Hauptträger in der Spreite sind die Hauptrippen. Diese, namentlich die unteren, sind von großer Biegungsfestigkeit. Die oberen Hauptrippen führen außer den mittelkräftigen Bündelbelegen noch recht kräftige, peripherisch gelegene, isolierte Baststränge. Letztere fehlen zwar in den unteren Hauptrippen (abgesehen vom Schwellgewebe); dafür aber haben sich die Leptombelege der Bündel zu ganz ungewöhnlicher Stärke entwickelt. Da die Bündel sich peripherisch ordnen und ihr Leptom nach außen kehren, so bilden die genannten starken Leptombelege, von denen gewöhnlich mehrere miteinander verschmolzen sind, einen mehr oder weniger unterbrochenen, biegungsfesten Hohlzylinder. Innerhalb dieses Zylinders befindet sich ein großes Bündel mit ganz enormem Leptombelag. Der Hadrombelag ist zwar schwächer, besitzt aber immerhin eine bedeutende Stärke, während derjenige der bereits erwähnten, peripherisch geordneten Bündel sehr winzig ist und bei den kleineren dieser Bündel gänzlich fehlt. Gegen scherende Kräfte sind die Strahlen insofern geschützt, als der Rand sich verdickt und zwei große Gefäßbündel hier einander ziemlich nahe stehen, deren Belege eine enorme Mächtigkeit erlangen. Überdies sind die subepidermalen Bastrippen, sowie die Epidermisaußenwand hier stärker, als anderswo in der Lamina. Die von Bündel zu Bündel gehenden Queranastomosen sind nur spärlich und schwach.

6. **Mauritia vinifera** Mart.

Das zur Untersuchung gelangte Material ist im östlichen Brasilien gesammelt worden, und zwar in dem hochgelegenen

Distrikt von Goyaz. Dieser Teil des heißen Erdgürtels hat eine Regenzeit von November bis April, während im Winter (Mai bis Oktober) im allgemeinen Trockenheit herrscht und die Temperatur zuweilen bis zum Gefrierpunkt herabsinkt. Um solche lange Trockenperioden ertragen zu können, haben die Assimilationsorgane unserer Palme entsprechende Schutzeinrichtungen gegen zu starke Transpiration, was in folgender Beschreibung der Blattanatomie an passender Stelle zum Ausdruck kommen soll.

Mauritia vinifera gehört zu denjenigen wenigen Fächerpalmen, deren Blätter reduplizierte Strahlen besitzen. Diese sind bei der vorliegenden Palme von einer kräftigen Mittelrippe (oberen Hauptrippe) bis zur Spitze durchzogen. Die Unterkanten (untere Hauptrippen) dagegen sind äußerst kurz, da die Teilungen fast bis auf die Rhachis reichen. Wäre daher die so sehr verkürzte Rhachis länger, so müßte man das Blatt als ein gefiedertes betrachten. Es handelt sich hier also um eine Palme, die einen Übergang von den Palmen mit fächerförmigem Blatt zu denen mit gefiedertem zeigen. Darauf weist schon Wendland (l. c. p. 149) hin und erwähnt neben der Gattung *Mauritia* noch die Gattungen *Lepidococcus* (nach Drude Untergattung von *Mauritia*), *Lepidocaryum* und *Licuala*, die nach ihm in der genannten Hinsicht gleiches Verhalten zeigen.

Was die Morphologie andeutet, bestätigt bei der untersuchten *Mauritia*-Art die Anatomie im höchsten Grade. Die Mittelrippe der Fächerstrahlen zeigt nämlich den für die meisten Fiederpalmen so sehr charakteristischen, mehrere Mestombündel umschließenden Skelettring mit seinen beiden seitlich gelegenen Zugängen. Ganz entsprechend der stärkeren Inanspruchnahme rechtwinklig zur Spreite ordnen sich die Skelettelemente mehr zu einem sehr hohen leistungsfähigen Träger. Der sehr kräftige Bastring, der mittels drei Schichten dickwandigen, porenreichen Parenchyms oben und unten an die Epidermis grenzt, hat nämlich die Form einer Ellipse, deren große, rechtwinklig zur Spreite gerichtete Achse doppelt so groß ist, als die kleine. Das Leptom der größten Gefäßbündel innerhalb des Ringes ist durch dickwandiges Parenchym in zwei Gruppen geteilt.

Bei der nun folgenden Betrachtung der Anatomie der Lamina beginne ich mit dem Hautgewebe. Die Epidermiszellen beider Seiten haben gleiche Höhe und Breite. Die meisten sind parallel zur Längsachse der Strahlen etwas gestreckt; viele dagegen, so an der Unterseite diejenigen in der Längsrichtung zwischen den Spaltöffnungen, sind durchschnittlich isodiametrisch. Die Außenwand der Unterseite ist von mäßiger Stärke, diejenige der Oberseite dagegen ist recht derb. Indem beide bis auf eine dünne Schicht cutinisiert und von einer homogenen Wachsschicht überzogen sind, ist unserer Palme ein vortrefflicher Transpirationsschutz verliehen. Die übrigen Wände der Epidermiszellen der Oberseite sind zwar bedeutend dünner, als die zugehörige Außenwand, aber immerhin erheblich dicker, als die entsprechenden nur schwach verdickten Wände der meisten unterseitigen Epidermiszellen. Nur diejenigen Epidermiszellen der Unterseite, die in der Längsrichtung zwischen den Spaltöffnungen sich befinden, kommen in Dicke der Radial- und Querwände denjenigen der Oberseite oft ziemlich nahe. Die Radialwände, oft auch die Querwände vieler Epidermiszellen beider Seiten, zeigen am Flächenschnitt eine deutliche Wellung, oder doch wenigstens eine schwache Andeutung derselben. Eine Tüpfelung habe ich nicht beobachten können. Die oben erwähnte Cuticula der Außenwand sendet in die Radial- und Querwände kurze Fortsätze. Da die Epidermiszellen, namentlich diejenigen der Oberseite, ziemlich hoch sind, so haben sie jedenfalls einen nicht unbedeutenden Anteil an der Funktion eines peripherischen Wassergewebes. Damit im Einklange steht die Tatsache, daß die subepidermalen Bastrippen (Fig. 4, b) die Wassergewebezellen an den betreffenden Stellen verdrängen und unmittelbar an die Epidermis rücken.

Die Bastrippen haben im ganzen und großen einen kreisrunden Querschnitt. Diejenigen der Oberseite sind sehr kräftig und stehen einander so nahe, daß nur eine oder zwei, höchstens drei ziemlich dickwandige Wassergewebezellen zwischen ihnen Platz finden, die im Verhältnis zu ihrer nicht geringen Höhe, welche meistens noch von der Länge übertroffen wird, nur schmal sind. Die Rippen der Unterseite sind viel kleiner, haben auch einen größeren Abstand, um Raum zu schaffen für die nur an der Unterseite befindlichen Spaltöffnungen, die wenig oder garnicht eingesenkt sind. Sie ordnen sich infolge ihrer Lage zwischen den Bastrippen zu regelmäßigen Längsreihen, lassen aber immerhin noch Platz genug für eine Anzahl Wassergewebezellen, die aber ebenso wie die unterseitigen Epidermiszellen nicht ganz so hoch sind als die entsprechenden Zellen der Oberseite. Da das mir zur Verfügung stehende Herbarmaterial für eine nähere Untersuchung des an Raphiden reichen Mesophylls nicht geeignet war, so habe ich über den Charakter dieses Gewebes, und somit des Durchlüftungssystems, nichts mitzuteilen.

Die subepidermalen Bastrippen machen neben dem Skelett der Mittelrippe die Blattsegmente außerordentlich biegungsfest und dienen ferner zum Verhüten des Schrumpfens während der Zeit stärkster Transpiration. Beiden Zwecken machen sich in hohem Grade auch die großen Fibrovasalstränge dienstbar, indem die Mestombelege, sowie die über diesen befindlichen Zellen derart sind, daß jedes große Bündel mit sämtlichen über und unter ihm befindlichen Elementen einer kräftigen Strebeleiste gleicht, zur Erhaltung der Querschnittform dienend. Indem nämlich die Belege, namentlich die Leptombelege wegen ihrer Stärke durchgehends mehr als lokale Bedeutung haben, handelt es sich um kräftige I-Träger. Dazu sind über beiden (abgesehen von wenigen Ausnahmen) Belegen eines solchen Bündels farblose Zellen (Fig. 4, d) mit sehr derben, porenreichen Wänden vorhanden, die bei Wassermangel einen Collapsus der Epidermis verhüten. Dieselben zeigen am Flächenschnitt in der Mehrzahl rundliche Form und kommen fast ausnahmslos in zwei Schichten vor, von denen die dem Belag zugekehrte durchweg palisadenartig ist, während die andere, an die Epidermis grenzende dagegen meistens aus isodiametrischen Zellen besteht. Die kleinen Mestombündel, die fast ganz in der unteren Hälfte des Mesophylls liegen, haben nur einen ein- bis dreischichtigen Leptombelag, offenbar ausschließlich zum Zweck lokalmechanischen Schutzes.

Sehr zahlreiche, größtenteils aus Bast bestehende Queranastomosen schützen die Fächerstrahlen in hohem Grade gegen das Zerschlitzen parallel ihrer Längsachse. Um das seitliche Einreißen der Segmente zu verhüten, sind die subepidermalen Bastrippen am Rande (Fig. 4) oft viel breiter oder etwas höher, als anderswo in der Lamina. Überdies sind die Belege der letzten großen Gefäßbündel viel stärker, und endlich wird die Außenwand der Epidermis nach dem Rande zu derber.

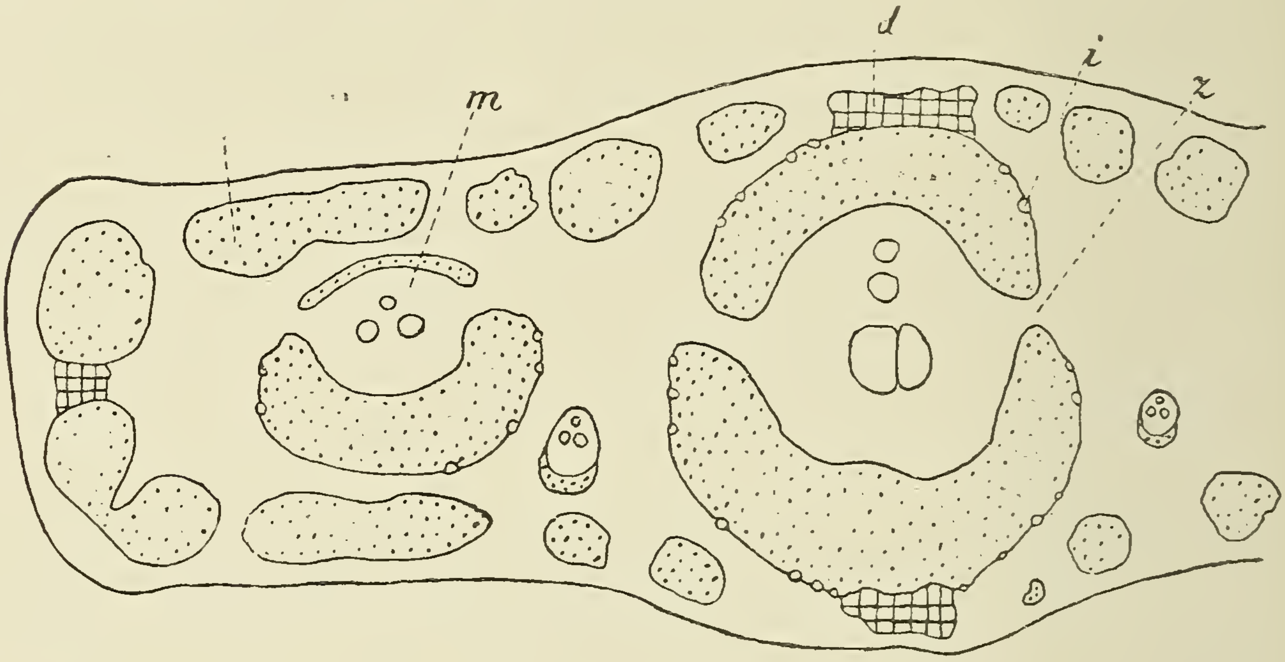


Fig. 4.

Querschnittsbild des Fächerstrahlenrandes von *Mauritia vinifera* (Exemplar vom natürlichen Standort). — m Mestom. b Bast. z Zugänge. d dickwandiges Parenchym. i Kieselkörper.

7. **Borassus flabelliformis** L.

ist ein in dem heißen Gürtel der östlichen Erdhälfte weitverbreiteter Baum und muß somit imstande sein, längere Trockenperioden zu ertragen. Dazu stellen sich nach Seemann (l. c. p. 72) als die für die Entwickelung unserer Palme geeignetsten Stellen jene niederen, kaum über den Meeresspiegel erhobenen Sandebenen heraus, die eine glühende Sonne bescheint und die dem Wehen wenigstens eines der Monsune ausgesetzt sind. Es ist daher in den assimilierenden Organen ein ausgiebiger Transpirationsschutz zu erwarten. Diese Vermutung bestätigt die anatomische Untersuchung.

Borassus flabelliformis besitzt regelmäßig gefächerte Blätter mit induplizierten Strahlen. In der Strahlmittelrippe fand ich nur zwei, mit ihren mittelstarken Belegen verschmolzene Mestomündel. In anderen Fällen waren beide Bündel nicht mehr durch Bast getrennt, sondern von einem gemeinsamen Stereomring, wie ich ihn bei fast allen Fiederpalmen gefunden habe, umgeben. Immerhin aber handelt es sich hier mehr um ein Übergangsgebilde, da der Skelettring weit entfernt bleibt von der oberseitigen Epidermis, so daß direkt über dem Ring Platz bleibt für ein durch starke Bastbündel gefestigtes Schwellgewebe, welches somit, sich auffallend weit seitlich erstreckend ungeteilt bleibt, wie wir es bei typischen Fächerblättern gewohnt sind (vgl. p. 94). Dazu kommt noch die bereits erwähnte geringe Bündelzahl. Wäre diese noch um eins vermindert, so hätten wir in der Mittelrippe nur ein Mestombündel mit seinen Belegen, wie wir es schon bei *Rhapis* gesehen haben und wie es bei Fächerpalmen garnicht sehr selten ist. Übrigens ist es klar, daß Mittelrippen mit nur einem, mit Belegen versehenen Mestombündel die Grenze bilden zwischen dem im allgemeinen Teil (p. 92 und 93) beschriebenen Fächer- und Fiederpalmentypus.

Die Lamina zeigt isolateralen Bau. Die langgestreckten Epidermiszellen beider Seiten haben nur eine geringe Höhe und Breite. Die Außenwände sind keineswegs von besonderer Stärke, aber immerhin dicker als die Radial-, Quer- und Innenwände. Indem aber sämtliche Wände der Epidermiszellen vollständig verkorkt sind, ist das Blatt in hohem Grade geschützt gegen einen übermäßigen Transpirationsverlust. In demselben Dienste steht die Tatsache, daß die zu beiden Seiten in erheblicher Anzahl vorhandenen Spaltöffnungen[1]) eingesenkt[2]), die so geschaffenen Krater mit körnigem, infolge der dazwischen gelagerten Luft schwarzbraun erscheinendem Wachs angefüllt, und die an den Luftkanal grenzenden Wandungen mit ihren kräftigen äußeren und inneren Hörnchen bis auf eine äußerst dünne Schicht cutinisiert sind. Der subepidermale einschichtige Wassermantel, außer in der Region der Hauptrippen nur noch über dem Leptom der größten Bündel zweischichtig werdend[3]), ist relativ hoch, reichlich zweimal so hoch als die Epidermis und besteht aus Zellen mit recht dicken, porenreichen Wänden. Es ist ersichtlich, daß ein derartiges Wasserreservoir, dessen Zellen entweder isodiametrisch oder in der Längs- oder Tangentialrichtung gestreckt sind, wohl geeignet ist, den Bedarf der assimilierenden Schichten zu decken, falls einmal die Transpiration trotz des erwähnten Schutzes über die Zufuhr das Übergewicht bekommen sollte.

Sowohl an der Ober-, als auch an der Unterseite befinden sich zumeist über den Mestombündeln relativ zahlreiche, flach anliegende, mehrzellige Trichome, die am Flächenschnitt im ganzen und großen die Form einer Ellipse zeigen (Wiesner, l. c. Fig. 149), deren große Achse der Richtung der Fächerstrahlen parallel läuft.

---

[1]) Zellringe unterhalb des Spaltöffnungsapparates, über die Eberwein (l. c.) berichtet, habe ich nicht beobachten können.

[2]) Bezüglich der Tiefe des Kraters entspricht meinen Befunden die Zeichnung von Eberwein (l. c.), keineswegs aber diejenige von Wiesner (l. c.), nach welcher die Stomata so gut wie garnicht eingesenkt sind.

[3]) Nach Eberwein (l. c.) ist die Epidermis dreischichtig, mithin das Wassergewebe überall zweischichtig.

Der Raum, den ein solches Trichomgebilde im Hautgewebe einnimmt, ergibt sich nach dem Blattquerschnitt (Fig. 5) als ein ziemlich steiler Krater, der etwas tiefer ist, als an andern Stellen die Höhe der Epidermis und des Wassergewebes zusammengenommen beträgt. Die Epidermis (e) setzt sich in einem mehr oder weniger stark gekrümmten Bogen in diesen Krater hinein fort, die Wand desselben auskleidend. Am Grunde des Kraters aber ist die Epidermis unterbrochen, während die Wassergewebeschicht (w) ohne Unterbrechung in einem Bogen unter dem in Rede stehenden Gebilde fortläuft, jedoch hier aus nur sehr dünnwandigen und niedrigen Zellen (w′) bestehend. Auf diesen Zellen fußen im Querschnittsbilde zwei, rechtwinklig zur Blattfläche gestreckte, farblose Zellen (f), die dünnwandig beginnen, im weiteren Verlauf aber dickwandiger werden. Ebenso dickwandig, aber durchweg isodiametrisch und mit braunem Inhalt erfüllt sind die Zellen der beiden im Querschnitt stark hervortretenden und den Krater ausfüllenden Zellreihen, von denen jede einer der beiden Fußzellen (f) aufsitzt. Jede Zellreihe, ohne die zugehörige Fußzelle aus drei, höchstens vier Zellen bestehend, von denen die letzte sich etwas zuschärft, schmiegt sich der Epidermis eng an, so daß beide Reihen an der Mündung des Kraters auseinander treten. Aus dieser Beschreibung im Verein mit Figur 5 wird eine klare Vorstellung von den in Rede stehenden Gebilden zu gewinnen sein. Über ihre Funktion ließ sich nichts ermitteln.

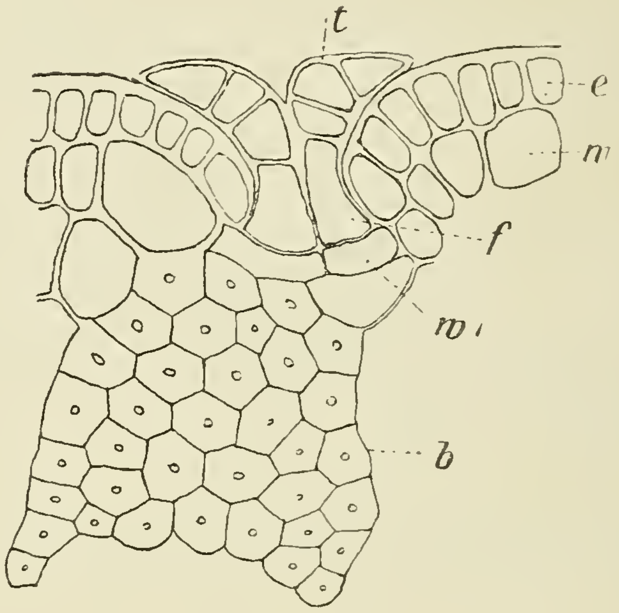


Fig. 5.

Teil eines Querschnittes der Blattlamina von *Borassus flabelliformis* (Exemplar vom natürlichen Standort). — e Epidermis der Oberseite. w u. w′ Wassergewebe. t Trichom. f Fusszellen. b Bastrippe (Hadrombelag).

Das Mesophyll, in dem ich keine Raphidenschläuche entdeckte, besteht aus plattenförmigen, parallel zum Blattquerschnitt geschichteten Zellen. Sie erscheinen daher am Längsschnitt als gut ausgebildete Palisaden, während im Querschnittsbilde selbst an der beiderseitigen ersten Schicht kaum eine palisadenartige Streckung der Zellen wahrzunehmen ist.

Das Skelett besteht der Hauptsache nach aus den subepidermalen Bastrippen. Die Rippen der Oberseite (Fig. 5, b) dienen mit wenigen Ausnahmen als Belege sämtlicher Leitbündel, haben aber fast alle die Form einfacher Balken von größerer oder geringerer Höhe, während diejenigen subepidermalen Bastrippen der Unterseite, die als Leptombelege der größten Bündel fungieren, sichelförmig und meistens erheblich schwächer sind. Noch schwächer aber sind die übrigen subepidermalen Rippen der Unterseite. Sie stehen als wenig zellige, rundliche Bastgruppen den kleinen Bündeln, die mit den großen durchschnittlich alternieren, häufig opponiert. Die kleinen Bündel haben meistens einen nur winzigen oder überhaupt keinen Leptombelag. In jedem Falle aber ist die großzellige, farblose Parenchymscheide über dem Leptom respektive Leptombelag geschlossen, während bei den größten Bündeln selbstverständlich nur an den Flanken Scheidenzellen vorhanden sind. Das Leptom ist bei vielen großen Bündeln durch eine auffallenderweise parallel zur Blattfläche gerichtete Lamelle dickwandigen Parenchyms in zwei Gruppen geteilt.

Die nötige Biegungsfestigkeit erlangt das Blatt durch das beschriebene Skelett der Lamina und der Hauptrippen. Eine ungeheure Anzahl Queranastomosen von ganz außergewöhnlicher Stärke bewirken die Schub- oder Scherfestigkeit parallel der Längsachse der Strahlen. Sie bestehen fast ausschließlich aus Bast und umschlingen gleichsam die Bündel, indem sie Anschluß finden an die beiderseitigen Bündelbelege und, namentlich wo diese ganz oder doch fast an die Oberhaut grenzen, auch an die benachbarten Stellen der letzteren. [In solchen Regionen nun, wo die Stereomstränge an die Epidermis herantreten, finden sich die in großer Anzahl vorhandenen, die Bastelemente begleitenden Kieselkörper mit ihren Behältern ausnahmsweise in der Epidermis, die Außenwand oft vorwölbend, unterscheiden sich im übrigen aber von denjenigen Kieselkörpern, welche die mehr im Innern des Blattes befindlichen Skelettstränge begleiten, nur durch ihre außergewöhnliche Größe¹).] Der Rand der Fächerstrahlen hat nur insofern eine Festigung erfahren, als die randständigen Bündel etwas kräftigere Belege besitzen.

Das von mir untersuchte Treibhausexemplar ist im Vergleich mit dem Tropenexemplar insofern schwächer gebaut, als die Zellwände sämtlicher Gewebearten dünner und die Queranastomosen viel seltener und schwächer sind. Auch der besondere Transpirationsschutz ist infolge der Anpassung an die veränderten Lebensbedingungen wesentlich reduziert, indem die Spaltöffnungen nicht eingesenkt und die Epidermiswände und mit ihnen die verkorkten Schichten dünner sind. In der Mitte des Mesophylls finden sich Raphidenschläuche, die ich beim Tropenexemplar nicht bemerkte. Erwähnenswert mag noch sein, daß mehrere von den durch Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure freigelegten Kieseldrusen eines Präparates vom Treibhausexemplar gespalten waren und zwar häufig kreuzweise.

---

¹) Diese Stegmata sind abgebildet in Eberwein (l. c.).

8. **Thrinax Miraguana** Mart.

Pfister beschreibt in seiner Dissertation die Anatomie des von Wright auf Cuba gesammelten, im Herbar zu Paris aufbewahrten Materials. Die klimatischen Verhältnisse der westindischen Inseln und somit auch von Cuba habe ich bereits bei der Bearbeitung von *Sabal umbraculifera* angegeben und kann ich somit hier übergehen. Inwieweit die Blätter in ihrem anatomischen Bau mit den vorhandenen Lebensbedingungen im Einklang stehen, mag die im Folgenden wiedergegebene Blattanatomie lehren.

Nach Pfister besitzt die kleinzellige Epidermis der Oberseite eine zwölf μ starke Außenwand mit einem Wachsbelag. Auf die einschichtige, ununterbrochene, kleinzellige Wassergewebeschicht folgt eine fast ununterbrochene Bastlage, die oft keilförmig, auffallend weit ins Innere einspringt. An solche schmale Vorsprünge lehnen sich die größeren Mestombündel, die mit dem etwas erhöhten mittleren Teil ihres schwachen, sichelförmigen Leptombeleges die Epidermis der Unterseite erreichen. Bei kleinen Bündeln kann kaum von Belegen die Rede sein. Aus vorstehender Darstellung folgt schon, daß sämtliche Leitbündel in der unteren Hälfte des Blattquerschnittes ihren Verlauf nehmen. Wie an der Ober-, so sind auch an der Unterseite die Epidermis und das einschichtige Wassergewebe kleinzellig. Doch ist die Epidermisaußenwand hier viel dünner, als an der Oberseite. Dazu finden sich an der Unterseite mehrzellige, rundliche Hautwarzen.

Das von mir untersuchte Treibhausexemplar ist bedeutend schwächer gebaut. Die Epidermisaußenwand beider Seiten ist nur dünn. Die größte Differenz aber tritt im Skelett zutage, indem beim kultivierten Material das subepidermale Skelett der Oberseite aus relativ kleinen und getrennten Rippen besteht.

Zum Schlusse mögen noch einige Worte über die Hauptrippen gestattet sein. Letztere bleiben in der Pfister'schen Arbeit unberücksichtigt, so daß ich eine Beschreibung der Anatomie dieser Hauptträger erst an dieser Stelle, also bei Behandlung des von mir untersuchten Treibhausexemplares geben kann. Die oberen Hauptrippen sind sehr hoch und führen mehrere, mit besonders kräftigen Belegen versehene Mestombündel, die in dem vorliegenden Fall mit ihren Basthüllen zu zwei übereinander gelegenen Gruppen verschmelzen. Eine Verschmelzung der Bündelbelege findet auch in den unteren Hauptrippen, den Strahlmittelrippen statt, doch derart, daß ein gemeinsamer Skelettring sämtlicher Bündel, wie er sich bei nahezu allen Fiederblättern findet, in den Vordergrund tritt. Immerhin aber handelt es sich in dieser Beziehung um ein Übergangsgebilde (vgl. p. 93). So fand ich unter den vorhandenen fünf Bündeln nur zwei, die nicht durch Bast getrennt waren, und selbst diese sind nicht in einem besonderen Parenchym eingebettet. Dazu bleibt der Skelettring weit entfernt von der Epidermis der Oberseite, so daß das Schwellgewebe sich seiner größten Ausdehnung nach über dem Skelett der Rippe findet und somit ungeteilt bleibt.

Ferner befinden sich beide Zugänge hier nicht an den Flanken, sondern an der nach der Oberseite des Blattes gewendeten Seite des Ringes und sind durch eine relativ nur schmale Bastleiste von einander getrennt. Endlich bemerke ich noch, daß im weiteren Verlauf der Rippe, im freien Teil des Strahles nämlich, nur ein großes Mestombündel mit sehr starken Belegen vorhanden ist (vgl. p. 115). Die sehr kräftige Skeletthülle ist derart, daß sie die Andeutung einer Teilung des Schwellgewebes bewirkt.

Bei *Thrinax argentea* Lodd. (Treibhausexemplar) hat die Strahlmittelrippe ebenfalls nur wenig Mestombündel aufzuweisen (im verwachsenen Teil des Fächers drei und im freien Teil des Strahles nur ein großes Bündel), die mit ihren Belegen, unter denen sich die Leptombelege durch eine besondere Stärke auszeichnen, gelegentlich verschmelzen. Von einer gemeinsamen Stereomhülle aber kann hier nicht im geringsten die Rede sein. Auch ist das durch Bastbündel gefestigte, gut entwickelte Schwellgewebe entsprechend dem Fächerpalmentypus ungeteilt, desgleichen dasjenige unter der oberen Hauptrippe. Die Mestombündel der letzteren, deren mächtige Leptom- und Hadrombelege etwa gleiche Stärke haben, finden sich in großer Anzahl (etwa vierzehn) über dem Querschnitt zerstreut, und mehrere von ihnen sind mit ihren Belegen verschmolzen.

9. **Trachycarpus Khasyana** Griff.

Das untersuchte Herbarmaterial wurde in den Khasya hills in einer Höhe von 4000′ gesammelt. Es ist dies etwa die Höhe der größten Niederschlagsmenge. Der meiste Regen fällt im Sommer, während der Winter größere Lufttrockenheit bringt. Eigentliche Trockenperioden aber treten nicht ein. Das in Rede stehende Gebirge hat schon wegen seiner geographischen Lage ein gemäßigteres Klima. Während die Lufttemperatur dazu noch mit der Höhe über dem Boden abnimmt, steigt dagegen die Intensität der Insolation. Nur aus diesem Grunde wäre demnach unsere Palme an den trocknen Tagen, namentlich zur Mittagszeit einer stärkeren Transpiration ausgesetzt, so daß ihre Blätter eines nur mäßigen Schutzes bedürfen.

Die schmalen, niedrigen, aber langgestreckten Epidermiszellen beider Seiten haben nur schwache Radial- und Querwände mit sehr zahlreichen feinen Poren. Stärker sind die Außenwände, als solche aber immerhin recht schwach. Die Außen-, Radial-, Quer-, und zum Teil auch die Innenwände sind bis auf eine das Zelllumen auskleidende Schicht cutinisiert. Desgleichen widerstehen die den Spaltöffnungskanal auskleidenden Wände mit den starken äußeren und etwas schwächeren inneren Hörnchen vollständig der konzentrierten Schwefelsäure. Die auf die Unterseite beschränkten Spaltöffnungen sind jedoch nicht eingesenkt und haben überdies eine gut entwickelte innere Atemhöhle. Die oben erwähnten Cutinisierungen der relativ schwachen Epidermiswände reichen an dem genannten Standort offenbar aus, die Transpiration auf das nötige Maß einzuschränken. Bevor ich die Oberhaut verlasse, bemerke ich noch, daß ich an oberen und unteren Hauptrippen, sehr selten auch an der Unterseite der Lamina, Hautwarzen fand.

Auf die Epidermis der Oberseite folgt eine einschichtige Bastlage, die mitunter zweischichtig wird und sehr oft kleine Vorsprünge von sehr verschiedener Form ins Mesophyll sendet. Sie ist in wechselnden Abständen unterbrochen und hier nur durch eine, selten durch zwei und nur über den großen Gefäßbündeln durch mehrere nebeneinander liegende Wassergewebezellen morphologisch ersetzt, die im letzteren Falle häufig mit der Parenchymscheide dieser Leitbündel kommunizieren. Hin und wieder finden sich auch Skelettelemente unter Wassergewebezellen. Das subepidermale Skelett der Unterseite ist in Form von Rippen von verschiedener Größe vorhanden, die ein bis sechs Zellen breit und ein bis drei Zellen hoch sind. Damit ist Platz geschaffen für die erklärlicherweise in Längsreihen angeordneten Spaltöffnungen und für eine größere Anzahl Wassergewebezellen. Das Mesophyll, in dessen Mitte ich Raphiden in geringer Zahl bemerkte, besteht aus isodiametrischen Zellen. Die kleinen Mestombündel, in der Mitte des Blattes liegend, haben nur über dem Leptom eine auch nur sehr schwache einschichtige Bastlamelle oder entbehren des Schutzes vollständig. Die großen Bündel, unter denen die größten ein zweiteiliges Leptom besitzen, erreichen mit ihren sichelförmigen Leptom- und Hadrombelegen von nur mäßiger Stärke die bereits erwähnten Wassergewebezellen der Ober- und Unterseite, und nur in wenigen Fällen bleibt der Leptombelag von dem Hautgewebe durch grüne Zellen geschieden.

Die Hauptträger besitzt das gleichmäßig geteilte Fächerblatt in den Hauptrippen. Die kurzen oberen Hauptrippen haben in dem über die Oberseite des Blattes vorspringenden Teil kräftige subepidermale Bastrippen und führen im Innern etwa drei bis vier Leitbündel, von denen die beiden größeren mit ihren keineswegs starken Belegen gelegentlich verschmelzen. Das Skelett der Mittelrippe der induplizierten Strahlen dagegen hat im Querschnittsbilde die Form eines Hufeisenmagneten, dessen Öffnung der Oberseite des Blattes zugekehrt ist. Die Elemente des Ringes gehen nach innen allmählich in großlumiges, farbloses Parenchym über, in dem Gefäßbündel eingebettet liegen, und zwar in gleicher Weise wie bei den Fiederpalmen. Von dem Skelettring der letzteren unterscheidet sich jedoch derjenige unserer Palme dadurch, daß ihm die beiden seitlich gelegenen, typischen Zugänge fehlen, und daß er so weit von der oberseitigen Epidermis entfernt bleibt, daß nicht einmal die geringste Andeutung einer Teilung des Schwellgewebes sichtbar wird. Letzteres, wie auch dasjenige der oberen Hauptrippen, ist gut entwickelt und von in einer Bogenreihe angeordneten Bastgruppen durchzogen. Die mit mäßig starken Belegen versehenen größeren Mestombündel innerhalb des Skelettringes haben, wie das größte Bündel der oberen Hauptrippen, ein zweiteiliges Leptom. Einige sehr kleine Bündel stecken derart im Skelettringe, daß sie nur mittels ihres Hadromteiles mit dem Parenchym des Innenraumes in direkter Kommunikation stehen.

Gegen Schubkräfte ist das Blatt durch starke Queranastomosen geschützt, die fast ausschließlich aus Bast bestehen, aber nur in geringer Anzahl vorhanden sind.

10. **Trithrinax brasiliensis** Mart.

(Glazion coll., herb. Berol.)

Das untersuchte Herbarmaterial stammt aus Rio de Janeiro, wo in keiner Jahreszeit die Niederschläge vollständig fehlen. Dazu wird die tropische Hitze gemildert durch die Nähe des Meeres. Die Gefahr übergroßer Transpiration kann demnach nur infolge der starken Insolation an trocknen Tagen, namentlich zur Mittagszeit eintreten. Wie sich unsere Palme gegen diese Gefahr geschützt hat, geht aus folgender Beschreibung ihrer Blattanatomie zur Genüge hervor.

Das regelmäßig gefächerte Blatt hat induplizierte Strahlen. Die Mittelrippe der letzeren ist sehr stark und erinnert in ihrem anatomischen Bau an diejenige von *Rhapidophyllum Hystrix*. Doch befinden sich im Mittelraum statt eines Mestombündels mehrere, ganz von Parenchym umgebene Bündel mit nur schwachen oder mittelstarken Belegen. Sämtliche Bündel der Mittelrippe, mit Ausnahme der kleinsten, haben ein in zwei Gruppen geteiltes Leptom. Über dem mächtig entwickelten Schwellgewebe rücken die gewaltigen subepidermalen Bastrippen weit von der Epidermis ab, ersteres in einem großen Bogen durchsetzend.

Die Anatomie der Lamina beginne ich mit dem Hautgewebe. Die Epidermiszellen beider Seiten sind nur klein und gestreckt. Ihre Radial- und Querwände sind nur schwach verdickt, besitzen aber trotzdem zahlreiche feine Poren. Selbst die Außenwand ist keineswegs stark, aber fast ganz cutinisiert. Verkorkt sind ferner die an den Spaltöffnungskanal grenzenden Wände. Doch sind die an der Oberseite in geringer, an der Unterseite dagegen in großer Anzahl vorhandenen Spaltöffnungen kaum als etwas eingesenkt zu bezeichnen. An der Blattunterseite finden sich trichomartige Gebilde. Der Grad der erwähnten Cutinisierungen wird für gewöhnlich ausreichen, die Transpiration auf das zulässige Maß zu beschränken. Sollte jedoch zur Mittagszeit einmal der Verlust die Zufuhr übersteigen, so tritt das einschichtige subepidermale Wassergewebe in Aktion. Obgleich dies Reservoir, das an der Oberseite ein wenig besser ausgeprägt ist als an der Unterseite, nur kleinzellig ist, so wird es immerhin imstande sein, die Differenz auf seine Kosten übernehmen zu können.

Es ist nach dem bisherigen wohl verständlich, daß das raphidenführende Mesophyll hygrophilen Charakter besitzt. Etwa drei chlorophyllführende Zellschichten der Oberseite sind etwas palisadenartig gestreckt, hingegen ist das übrige Mesophyll als typisches, aus isodiametrischen Zellen bestehendes Schwammparenchym entwickelt.

Der mechanischen Inanspruchnahme durch den an dem Standort herrschenden Wind entspricht die Stärke des Skelettes. Auf das subepidermale Wasserreservoir der Oberseite folgen zahlreiche, sehr starke Baststränge, deren Höhe die Breite durchweg etwas übersteigt, während sich an der Unterseite in größeren Abständen nur verhältnismäßig winzige Bastgruppen finden. Die meisten Leitbündel sind klein und haben sehr schwache sichelförmige Leptombelege oder sind ganz frei von Bastelementen. Die großen und mittelgroßen Bündel, deren Leptom meistens mehr oder minder deutlich in zwei Gruppen geteilt ist, grenzen mit ihren Belegen fast ohne Ausnahme an das subepidermale Wassergewebe, das hier an beiden Blattseiten eine größere Höhe erreicht. Der sichelförmige Leptombelag ist von mäßiger Stärke. Der Hadrombelag gleicht bei den großen Bündeln ebenfalls einer schmalen Sichel, bei den mittelgroßen dagegen nimmt er mehr oder weniger die Form und Stärke der subepidermalen Bastrippen der Oberseite an. Die in mäßiger Anzahl vorhandenen Queranastomosen sind von mittlerer Stärke. Der Rand hat insofern eine Verstärkung erfahren, als die subepidermalen Bastrippen hier kräftiger sind als anderswo in der Lamina.

Trithrinax brasiliensis Mart. *(Arecharaletta coll. Uruguay, herb. Turic.)* ist auch von Pfister untersucht. Doch zeigt die Anatomie seines Materials wesentliche Abweichungen von derjenigen, wie ich sie oben beschrieben habe. Nach der Pfister'schen Zeichnung und Beschreibung finden sich an der Ober- und Unterseite direkt unter der Epidermis oder unter der Wassergewebeschicht zahlreiche gewaltige Baststränge in Form einfacher sehr hoher Balken, die sämtlich gleichzeitig als Bündelbelege fungieren, so daß alle Leitbahnen, in der Mittelebene des Blattes verlaufend, mit ihren hohen Bastschienen das Mesophyll in lauter schmale Kammern teilen. Auch zeigen die Bündelquerschnitte ein ganz anderes Gepräge. Die Größendifferenz der Mestome tritt wenig hervor und eine Teilung des Leptoms tritt nirgends ein. Ferner ist die Epidermisaußenwand sehr stark cutinisiert und erreicht eine Dicke bis dreizehn μ. Dazu befinden sich die Stomata in flachen Vertiefungen. Endlich fehlen Raphidenschläuche, die bei meinem Material keineswegs selten sind.

Die Abweichungen des von Pfister untersuchten Materials von dem meinigen sind so bedeutend, daß möglicherweise zwei verschiedene Arten für unsere Untersuchungen vorgelegen haben. Wessen Material nicht richtig bestimmt war, muß ich dahingestellt sein lassen.

11. **Hyphaene thebaica** Mart.

Die Heimat dieser Palme ist Nordafrika. Von hier streicht sie aber nach Martius Angaben (l. c. p. 639) noch weit östlich nach Arabien und Syrien. Das von mir untersuchte Material, aus dem Herbar zu Berlin erhalten, stammt aus Kordofan. Wegen des in diesem heißen Gebiete herrschenden Wechsels zwischen Regenzeiten und Trockenperioden ist an den Blättern dieser Palme von vornherein ein entsprechender Transpirationsschutz zu erwarten. Diese Vermutung bestätigt denn auch die anatomische Untersuchung, deren Resultate ich hier folgen lasse.

Die Lamina (Fig. 6) zeigt isolateralen Bau. Die langgestreckten Epidermiszellen sind sehr schmal und haben eine noch geringere Höhe. Die Radial- und Querwände sind nur dünn. Bedeutend dicker zwar sind die Außenwände, als solche aber immerhin nur schwach. Indem die Außen-, Radial- und Querwände bis auf eine dünne Schicht cutinisiert sind, ist eine Herabsetzung der Transpiration bis zu gewissem Grade erreicht. Die Spaltöffnungen sind zwar nicht eingesenkt; die die Spalte auskleidenden Wandungen aber mit den starken äußeren und inneren Hörnchen sind fast ganz cutinisiert. Wegen des nur mäßig ausgebildeten Transpirationsschutzes übersteigt vermutlich die Verdunstung zeitweise die Zufuhr. Das gut entwickelte Wasserreservoir, das den Verlust zu decken vermag, ist daher wohl am Platze. Es besteht aus zwei Schichten von isodiametrischen oder in die Breite gestreckter Zellen mit verdickten und porenfreien Wänden. Das derbwandige Chlorophyllgewebe erscheint am Querschnitt nur wenig, am Längsschnitt dagegen stark palisadenartig, so daß die Zellen in Tafelform parallel dem Querschnitt angeordnet sind. Indem ferner die Interstitien nur von mäßiger Weite sind, besitzt das Mesophyll xerophilen Charakter.

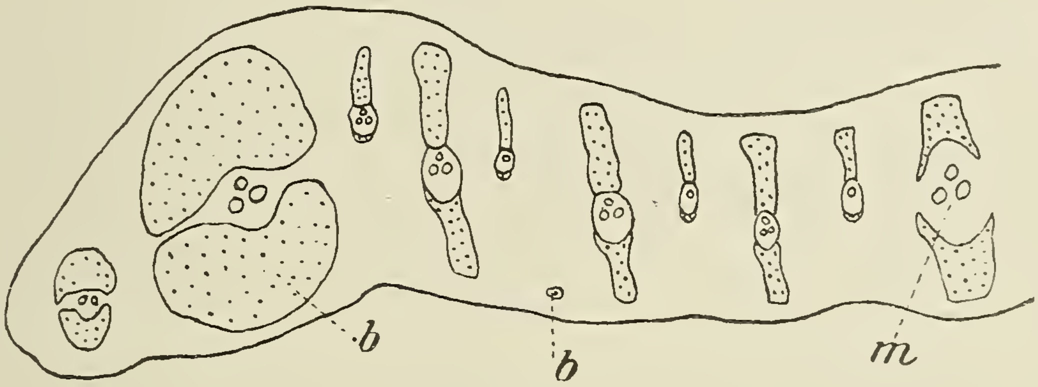


Fig. 6.
Querschnitt des Fächerstrahlenrandes von *Hyphaene thebaica* (Exemplar vom natürlichen Standort). — m Mestom. b Bast.

Die Mestombündel (Fig. 6, m) sind recht schmal, aber zahlreich, besitzen ein relativ kleines Leptom und werden an den bastfreien Regionen von großen, farblosen Parenchymscheidenzellen begleitet. Das Skelett ist sehr kräftig, und seine Elemente sind derart angeordnet, daß es in hohem Grade geeignet ist, die Querschnittform des Blattes zu erhalten, sei es bei etwaiger Inanspruchnahme auf Biegung oder bei Wassermangel während der Zeit starker Transpiration. Es besteht der Hauptsache nach aus I-Trägern, die gebildet werden aus den schmalen, aber sehr hohen Bündelbelegen (Fig. 6, b), die an beiden Blattseiten das Wassergewebe erreichen, dieses aber dem Prinzip der Festigkeit zuwider nirgends verdrängen, ein Zeichen, wie wichtig das subepidermale Wasserreservoir für unsere Palme sein muß. Durchschnittlich jedes zweite Bündel, das kleiner ist als die übrigen Bündel, hat jedoch zwar einen fast ebenso hohen Hadrom-, aber nur einen winzigen Leptombelag (Fig. 6). Außerdem tauchen unter dem Wassergewebe aus sehr wenig Zellen bestehende Bastrippen auf, von denen diejenigen der Unterseite oft den eben genannten kleinen Bündeln apponiert stehen. An der Oberseite erreichen die wenigen solcher bündelfreien subepidermalen Bastrippen in einzelnen Fällen eine recht beträchtliche Höhe. Sämtliche Zellen des Skelettgewebes sind mehr oder minder weitlumig.

Als Träger sind ferner die Hauptrippen von Wichtigkeit. Die Mittelrippe der induplizierten Strahlen des gleichmäßig gefächerten Blattes zeigt in der Mitte ein großes Mestombündel mit ganz enormem Leptom-, aber relativ schwachem Hadrombelag. Außerdem befinden sich in der Mittelrippe einige an das unterseitige Wassergewebe grenzende, mehr oder weniger hohe Bastrippen, an die sich meistens je ein kleines Leitbündel lehnt, welches aber des Hadrombeleges vollständig entbehrt.

Die in der Lamina befindlichen wenigen Queranastomosen bestehen aus Sieb- und Gefäßteil und sind nur von wenigen dickwandigen Zellen begleitet. Der Rand (Fig. 6) der Strahlen dagegen ist in hohem Grade gegen scherende Kräfte gefestigt, indem das rundliche zweitletzte Gefäßbündel ganz enorme Bastbelege besitzt, die hier eine schwache Verdickung des Blattes veranlassen, aber keineswegs das Wassergewebe verdrängen. Wegen der mächtigen Skeletthülle des Bündels treten die Zugänge stark in die Erscheinung. Das nahe gelegene letzte Bündel ist kleiner, besitzt aber im Vergleich zu seiner Größe gleichfalls sehr kräftige Belege.

Das Blatt vom Treibhausexemplar ist im Vergleich zu dem des Tropenexemplares erheblich dünner und die I-Träger sind infolgedessen entsprechend niedriger. Die Wände sämtlicher Zellen des Blattgewebes sind schwächer. Desgleichen ist die Cuticularschicht der Außen- und Radialwände der Epidermiszellen etwas dünner. Das Assimilationsgewebe der mittleren Partie ist als Schwammparenchym entwickelt. Endlich zeigten sich beim Treibhausexemplar in der Mitte des Mesophylls ziemlich zahlreiche Raphidenschläuche, die ich beim Tropenexemplar nie bemerkt habe.

b. Fiederpalmen.

12. **Cocos plumosa** Hook.

stammt aus Brasilien. Daß sie hier wahrscheinlich Standorte mit ausgesprochenen Trockenperioden bewohnt, ist aus dem inneren Bau der assimilierenden Organe zu schließen. Diese besitzen nämlich einen stark xerophilen Charakter, der in nachstehender Beschreibung der Anatomie besonders zum Ausdruck gekommen ist.

Die Epidermiszellen der Oberseite haben gleiche Länge und Breite, ihre Höhe aber ist durchweg etwas geringer. Die Radial-

und Querwände sind ziemlich derb, aber ohne Poren. Dünnwandiger und durchschnittlich etwas länger und breiter sind die Wassergewebezellen. Indem mit ihnen aber die Epidermiszellen gleiche Höhe besitzen, so haben diese jedenfalls einen erheblichen Anteil an der Funktion des peripherischen Wasserreservoirs. Die Außenwand besitzt eine kolossale Dicke. An der geschützten Seite der unteren Seite der zurückgeschlagenen Fiedern, ist die Außenwand weit schwächer und das Lumen der Epidermis- und Wassergewebezellen im Querschnittsbilde viel kleiner. Die Epidermiszellen dieser Blattseite sind nur schmal und zwischen den Spaltöffnungsreihen in der Längsrichtung des Blattes gestreckt. Ihre Höhe, die der Breite etwa gleich ist, wird wenig oder garnicht von der Höhe der Wassergewebezellen überschritten Größer als die Höhe der letzteren ist ihre Breite, namentlich aber ihre Länge. Sie sind wie die Radial- und Querwände der unterseitigen Epidermiszellen dünnwandig. Sämtliche Wände der Epidermiszellen an Ober- und Unterseite sind bis auf eine äußerst dünne, das Lumen auskleidende Schicht cutinisiert, und überdies ist die Außenwand beider Seiten von einer Wachsschicht bedeckt.

Ist in der enormen Verdickung der Epidermisaußenwand der Oberseite, in der vollständigen Cutinisierung sämtlicher Wände der Epidermiszellen der Ober- und Unterseite, sowie in dem Wachsüberzug beider Seiten ein sehr wirksamer Transpirationsschutz gegeben, so tritt ferner an dem Mesophyll der xerophile Charakter zutage, indem das Durchlüftungssystem, wie wir gleich sehen werden, auf ein Minimum reduziert ist. Das raphidenfreie Assimilationsparenchym ist bis auf die unterste Schicht als Palisadengewebe entwickelt, und die Elemente selbst dieser Schicht erscheinen, wenn auch nicht am Quer-, so doch am Längsschnitt palisadenartig, so daß sie parallel zum Querschnitt gelagerte Platten darstellen. Die Interzellularkanäle sind sehr eng. Desgleichen ist die innere Atemhöhle der Spaltöffnungen recht klein. Diese sind zwar wenig oder garnicht eingesenkt, sind aber auf die geschützte Unterseite der zurückgeschlagenen Fiedern beschränkt. Auch sind die die Spalte auskleidenden Wandungen fast ganz cutinisiert, und Vor- und Hinterhof schließen mit starken Cuticularhörnchen ab.

Sollte trotz der genannten Schutzvorrichtungen gegen zu starke Transpiration diese hin und wieder auf ein paar Stunden über die Wasserzufuhr die Oberhand gewinnen, so ist das beschriebene Wasserreservoir immerhin derart, daß es den entstandenen Verlust auf seine Kosten zu übernehmen vermag und somit das assimilierende Gewebe ungeschädigt bleibt.

Die Mestombündel haben ein im Vergleich zum Hadrom auffallend großes Leptom. Die kleinen Bündel besitzen nur einen Leptombelag, der keineswegs sehr oft zweischichtig wird, und die großen sind von einem höchstens zweischichtigen Skelettring umgeben, dessen Zugänge aus dickwandigem porenreichen Parenchym bestehen. Die großen Bündel erreichen mit ihren Belegen nur an der Oberseite das Wassergewebe, während sie von demjenigen der Unterseite durch grünes Parenchym getrennt bleiben. Sie nehmen aber trotzdem die Mitte des Querschnittes ein, da die oberseitigen Epidermis- und Wassergewebezellen höher sind als die unterseitigen, und das Wassergewebe der Oberseite über den großen Bündeln meistens zweischichtig wird. Die vielen kleinen Bündel jedoch liegen mit sehr wenigen Ausnahmen unterhalb der Mitte, und jedes zweite von ihnen erreicht mit seinem Leptombelag das Wassergewebe, meistens sogar die Epidermis.

Das Hauptskelett der Lamina bilden die kräftigen subepidermalen Bastrippen der Oberseite, die durchschnittlich die Form etwas erhöhter Balken haben und nur selten die Wassergewebezellen verdrängen. An der Blattunterseite finden sich zwischen den Leptombelegen der kleinen Gefäßbündel direkt unter der Epidermis kleine, nur aus eins bis fünf oder sechs, höchstens aus sieben Bastfasern bestehende Gruppen, die jedoch auch zwischen den großen Balken der Oberseite vereinzelt auftauchen, hier aber fast stets unter dem Wassergewebe bleiben und nur selten an die Epidermis vordringen. Ihre Hauptbiegungsfestigkeit aber erlangen die schmalen, langen Fiedern des gleichmäßig segmentierten Blattes durch den starken mechanischen Hohlzylinder der Mittelrippe.

Gegen scherende Kräfte ist die Fieder ebenfalls in ausgiebiger Weise gesichert. Zahlreiche, mit einer sehr starken Bastscheide versehene Queranastomosen ziehen in der Lamina von Bündel zu Bündel. In der etwas verdickten Randpartie, in der die subepidermalen Skelettrippen allerdings vollständig fehlen, befindet sich in der Mitte des Mesophylls ein mächtiger massiver Bastzylinder, an den sich an der dem Rande abgewendeten Flanke ein kleines Leitbündel lehnt. Die Außenwand der an der Randkuppe vielfach aus recht hohen Zellen bestehenden, ununterbrochenen Epidermis wird nach dem Rande zu allmählich stärker.

Die Untersuchung eines Treibhausexemplares lehrte, daß die veränderten Lebensbedingungen auf den anatomischen Bau des Blattes einen entsprechenden Einfluß ausgeübt haben. Die Lamina ist nämlich erheblich dünner. Vor allen Dingen aber sind die Außenwände der Epidermiszellen, namentlich der Oberseite, sehr viel schwächer und zeigen auch nur eine dünne Cuticula, die sich als dünne Lamella in die Radial- und Querwände fortsetzt. Die subepidermalen Bastrippen der Oberseite sind sehr stark reduziert. Die Spaltöffnungen sind nicht im geringsten eingesenkt, und das Mesophyll ist namentlich in der unteren Hälfte weit weniger gut als Palisadengewebe entwickelt.

13. **Cocos coronata** Mart.

Diese Art stammt ebenfalls aus Brasilien. Sie ist nach Drude's Angaben (Drude II. p. 19) in den zur trocknen Winterzeit dürr und unbelaubt dastehenden Wäldern der Provinz Minas Geraes in Brasilien neben den Epiphyten auf den Laubbäumen oft das einzige Grün. Es ist daher begreiflich, daß auch die Blätter von *Cocos coronata* einen xerophilen Bau aufzuweisen haben, dessen

Beschreibung ich hier in kurzen Worten mit Bezugnahme auf *Cocos plumosa* folgen lasse.

Die Außenwand der Oberseite ist etwas dünner. Die subepidermalen Bastrippen der Oberseite sind durchschnittlich schwächer, dafür aber in etwas größerer Anzahl vorhanden. Die großen Leitbündel sind mächtiger, zeigen eine Teilung des Leptoms in vier Gruppen durch relativ schwache, aus dickwandigen Zellen bestehende Lamellen, und ihre Belege sind weit kräftiger. Gleichfalls sind die Leptombelege der an der Unterseite gelegenen kleinen Bündel, die bei dieser Species nirgends an die Epidermis vordringen, durchschnittlich etwas stärker, als bei *Cocos plumosa*. Im übrigen aber stimmt die Lamina-Anatomie mit derjenigen von *Cocos plumosa* in den Hauptzügen überein.

14. **Chrysalidocarpus lutescens** Wdl.

Die Heimat dieser Palme ist wahrscheinlich die kleine Inselgruppe der Maskarenen, woselbst keine Trockenperioden eintreten. Ganz im Einklang mit Klima und Standort zeigen die assimilierenden Organe von *Chrysalidocarpus lutescens* einen hygrophilen Charakter.

Die Epidermiszellen beider Seiten sind in der Längsrichtung der Fieder gestreckt und erscheinen am Flächenschnitt häufig mehr oder minder zugeschärft, so daß in diesen Fällen eigentliche Querwände fehlen. Die Höhe dieser Zellen ist geringer als die Breite. Die Außenwand ist nur wenig derber als die schwach verdickte Innenwand und besitzt auch nur eine dünne Cuticularschicht, die sich in die Radialwände bis zu deren halber Höhe erstreckt. Die Epidermis, namentlich die etwas höhere der Oberseite, nimmt einen nicht unerheblichen Anteil an der Funktion des Wassergewebes, zumal die Radialwände nur dünn sind und überdies starke Tüpfelung zeigen. Während die subepidermale Schicht der Unterseite nur stellenweise als Wasserreservoir anzusprechen ist, ist diejenige der Oberseite vollständig farblos und nur über den größten und mittelgroßen Mestombündeln von grünen Palisadenzellen verdrängt. Die dünnwandigen Wassergewebezellen sind höher als die Epidermiszellen und erscheinen am Querschnitt durchweg deutlich quergestreckt. Indessen lehrt der Flächenschnitt, daß die Länge in vielen Fällen der Breite fast oder sogar ganz gleichkommt.

Neben der relativ dünnen, schwach cutinisierten Epidermisaußenwand sind es die Stomata und das Mesophyll, an denen der hygrophile Charakter unserer Palme zum Ausdruck gekommen ist. Die nur an der Unterseite befindlichen Stomata zeigen nicht die geringste Einsenkung und besitzen eine große innere Atemhöhle. Das dünnwandige, raphidenarme Mesophyll ist, abgesehen von der Palisadenschicht der Oberseite, als typisches Schwammgewebe entwickelt, und damit ist ein geräumiges Durchlüftungssystem gegeben.

Während bei den kleinen Gefäßbündeln das Leptom ungeteilt bleibt, zeigt dasjenige der größten und mittleren Bündel zwei größere und zwei kleinere, mehr seitlich gelegene Gruppen. Fast sämtliche Bündel haben Leptom- und Hadrombelege, die bei den kleinen Bündeln jedoch sehr winzig und nur bei den sehr vereinzelt auftretenden größten Bündeln nennenswert sind, denen man aber selbst in dem letzten Falle schwerlich mehr als die Bedeutung lokalmechanischen Schutzes zusprechen darf. Die Belege selbst dieser größten Bündel, die sogar als schwache Rippen erscheinen, bleiben von dem Hautgewebe (vgl. oben) durch grüne Zellen getrennt. Im Chlorophyllgewebe zerstreut finden sich kleine, aus ein bis vier, selten aus fünf feinen Fasern bestehende Bastgruppen, die sehr wahrscheinlich zur Festigung des assimilierenden Gewebes dienen und somit ebenfalls lokale Bedeutung haben; wenigstens lassen sie ihrer Lage und Schwäche wegen eine andere Deutung nicht zu.

Die Hauptbiegungsfestigkeit erlangt die reduplizierte Fieder des gleichmäßig gefiederten Blattes durch das Skelett der Mittelrippe. Die Elemente des mechanischen Hohlzylinders ordnen sich zu einem hohen, mit starken, das Hautgewebe erreichenden Gurtungen und dünnen seitlichen Verbindungsplatten versehenen Träger. Unter den Mestombündeln innerhalb des Zylinders haben einige ein zweiteiliges Leptom. Auch finden sich hier vollständig isolierte, meistens ganz von Bast umgebene Leptomgruppen, die in ihrem Längsverlaufe notwendig stellenweise mit dem Parenchym der weiteren Umgebung in Kommunikation stehen müssen. Das Schwellgewebe zu beiden Seiten des ellipsenförmigen Skelettringes führt Chlorophyll, und seine Zellen sind in Kurven, in Linien des größten Druckes angeordnet (vgl. allg. Teil, p. 93 und 94).

Die wenigen Queranastomosen der Lamina sind nur schwach. Übrigens sind auch die Fiedern ihrer schmalen Lanzettform wegen weniger der Gefahr des Einreißens parallel der Längsachse ausgesetzt. Gegen seitliches Einreißen dagegen bedürfen und besitzen die langen Blattsegmente einen besonderen Schutz. Kurz vor dem äußersten Rande verdoppelt sich die Dicke der Lamina, und diese führt dort ein sehr großes, mit kräftigen Bastsicheln versehenes Gefäßbündel, dessen Leptom in sechs oder acht Gruppen gesondert ist. Ferner lehnen sich an der Randkuppe einige kleine Bastgruppen direkt an die Epidermis oder an das Wassergewebe an. Überdies ist die Epidermisaußenwand in der Randpartie ziemlich stark verdickt.

Bei dem von mir untersuchten Treibhausexemplar ist auch das Wassergewebe der Oberseite mehr oder minder reich an Chlorophyll. Im übrigen aber sind erklärlicherweise keinerlei nennenswerte Abweichungen zu konstatieren.

15. **Phoenix zeylanica** Trim.

Das von mir untersuchte Material stammt aus dem nördlichen, wüstenartigen Teil Ceylons. Inwiefern sich auch bei dieser Palme die Ansicht bestätigt, daß der anatomische Blattbau einer Pflanze der Ausdruck ihrer Lebensbedingungen ist, mag folgende Beschreibung zeigen.

Phoenix gehört zu denjenigen wenigen Fiederpalmen, die induplizierte Blattsegmente besitzen. Die Teilung erfolgt in den oberen Kanten, so daß jede Unterkante, in der bei der Gattung *Phoenix* sich keine Leitbündel entwickeln, als Mittelrippe der einzelnen Fieder des gleichmäßig segmentierten Blattes erhalten bleibt. In der Mittelrippe fehlt mit den Gefäßbündeln auch der Skelettring (vgl. p. 92). Das umfangreiche, ungeteilte (vgl. p. 94) Schwellgewebe, dessen Zellen palisadenartig sind, ist durch kleine Bastbündel gefestigt.

Die lanzettförmigen, induplizierten Fiedern von *Phoenix zeylanica* sind nur klein, aber äußerst derb. Die Epidermiszellen (Fig. 7, e) haben eine geringe Breite und eine noch geringere Höhe. Diejenigen zwischen den noch zu besprechenden Spaltöffnungsreihen der Unterseite sind parallel der Längsachse der Fieder deutlich gestreckt und haben dünne Radial- und Querwände. Solche Elemente finden sich an der Oberseite in sehr geringer Zahl, und zwar mehr oder weniger zerstreut. Alle übrigen Epidermiszellen der Ober- und Unterseite haben etwa gleiche Länge und Breite, und ihre Radial- und Querwände sind nicht unerheblich verdickt. Die Außenwand der Oberseite erreicht eine nicht zu unterschätzende Stärke, und diejenige der Unterseite steht ihr in dieser Beziehung kaum ein wenig nach. Sämtliche Wände der Epidermiszellen an der Ober- und Unterseite sind bis auf eine äußerst dünne, das Zelllumen auskleidende Schicht cutinisiert.

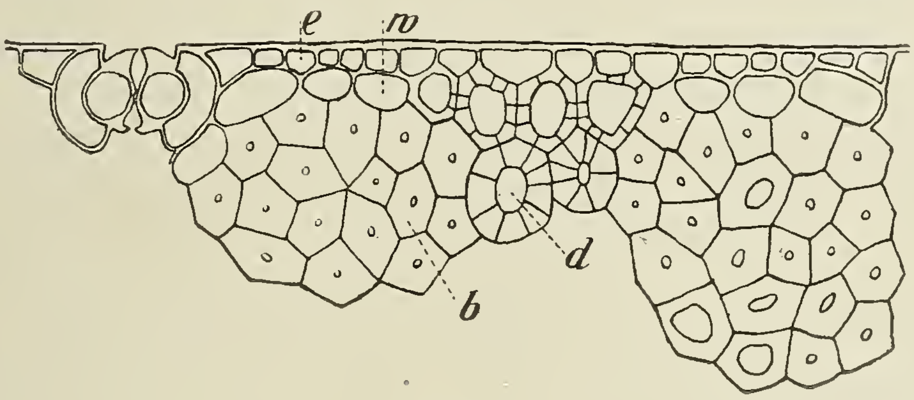


Fig. 7.

Teil eines Querschnittes der Blattlamina von *Phoenix zeylanica* (Exemplar vom natürlichen Standort). — e Epidermis der Oberseite. w Wassergewebe. d dickwandiges Parenchym zwischen den subepidermalen Bastrippen (b).

Auf die Epidermis folgt über den noch zu besprechenden subepidermalen Bastrippen (Fig. 7, b) eine verhältnismäßig niedrige Hypodermschicht (w), in deren verdickte Wände sich von der Epidermis aus eine dünne Korklamella hinein erstreckt. Letzteres gilt auch von den größeren, subepidermal zwischen den Bastrippen (b) gelegenen, meistens sehr starkwandigen, porösen, farblosen Zellen (d), auf die ich bei der Besprechung des Skelettes zurückkommen werde. Als Hautauswüchse erwähne ich die Warzen, welche sich nicht selten an der Unterseite der Mittelrippe finden. Die an der Unterseite in sehr großer, an der Oberseite dagegen in geringer Anzahl auftretenden Spaltöffnungen sind zwar nicht eingesenkt, ihre Spalte aber besitzt eine derbe Cuticularauskleidung mit starken äußeren und inneren, den Vor- bezw. Hinterhof abschließenden Hörnchen, und die innere Atemhöhle ist in hohem Grade reduziert.

Neben der beschriebenen weitgehenden Cutinisierung des Hautgewebes sind es die äußerst starke Reduzierung des Durchlüftungssystems und das Vorhandensein eines sehr derben Skelettmantels, die *Phoenix zeylanica* zu einer xerophil gebauten Pflanze stempeln.

Die subepidermalen Bastrippen (b) sind sehr stark, namentlich diejenigen der Oberseite (Fig. 7), und erscheinen am Querschnitt mehr oder minder kreisrund oder dorsiventral etwas abgeplattet. Sie stehen zu beiden Seiten einander so nahe, daß auf dem Querschnitt sehr selten mehr als eine Spaltöffnung zwischen ihnen Platz findet. Auf diese Weise erklärt sich die Anordnung der Stomata zu Längsreihen. Sämtliche subepidermale Rippen sind miteinander verbunden durch die bereits bei der Besprechung des Hautgewebes erwähnten sklerenchymatischen Zellen (d), die im ganzen und großen isodiametrisch sind. Die Stärke der Wandverdickung wechselt mit der Zelle im höchsten Grade. Einige dieser Elemente sind sehr weitlumig und haben nur schwach verdickte Wände; andere dagegen kommen typischen Steinzellen sehr nahe. Zwischen beiden Extremen gibt es nun alle Übergänge. Diese mehr oder weniger dickwandigen, die Bastrippen verbindenden Parenchymzellen grenzen an die Epidermis, so daß sie hier, morphologisch wenigstens, die Stelle des Hypoderms vertreten. Daß sie auch physiologisch den Zellen des letzteren gleichwertig sind, sollte man meinen, zumal sie zu diesen in Form und Wandverdickung die weitgehendsten Übergänge zeigen, überdies ebenfalls farblos sind und in ihren Wänden zahlreiche Tüpfel besitzen. Daß sie der größten Mehrzahl nach weit dickwandiger sind als die Hypodermzellen über den Bastrippen und überdies meistens zwei, vielfach nicht scharf abgesetzte Schichten bilden, deutet auf eine zweite, vielleicht ihre größte physiologische Bedeutung: sie erhöhen als Verbindungsmaterial der Bastrippen deren Leistungsfähigkeit. Die Fieder besitzt also einen starken subepidermalen Skelettmantel. Damit ist die Möglichkeit des Schrumpfens bei starker Dürre wesentlich herabgesetzt, und es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß selbst die Transpiration durch den Skelettmantel bis zu gewissem Grade verlangsamt wird, znmal die Wände der besagten Sklerenchymzellen eine, wenn auch nur dünne, Suberinlamelle zeigen. Die aus reiner Cellulose bestehenden Bastrippen besitzen nun zwar eine keineswegs geringe Permeabilität für Wasser; immerhin aber würde die Transpiration meines Erachtens erheblich schneller erfolgen, wenn statt der gedrängt stehenden mächtigen Bastbalken dünnwandiges Grundparenchym den betreffenden peripheren Raum unter dem Hautgewebe einnehmen würde. Der beschriebene Skelettmantel ist nur durch die wiederholt erwähnten Spaltöffnungen in den Reihen dickwandigen Parenchyms unterbrochen. Da die Stomata an der Unterseite sehr zahlreich sind, so bildet das dickwandige Parenchym hier lauter Brücken oder

Leisten, die zwischen den Spaltöffnungen von einer subepidermalen Bastrippe zur benachbarten führen.

Die assimilierenden Zellen der ersten Schicht der Oberseite sind ein wenig palisadenartig gestreckt. Alle übrigen sind polygonal tafelförmig und parallel zum Blattquerschnitt geschichtet, so daß das ganze Mesophyll an Radialschnitten mehr oder weniger palisadenartig erscheint. Das Interzellularsystem ist zwecks Herabsetzung der Transpiration, also in Anpassung an den trockenen Standort, auf ein Minimum reduziert

In der Mitte des Mesophylls, vollständig von diesem umschlossen, verlaufen die Leitbündel. Diese sind fast alle verhältnismäßig recht klein und haben in diesem Falle nur über dem Leptom eine Lage sehr feiner Bastfasern, während sie bezüglich des übrigen Teils ihrer Peripherie von einer Schicht etwas dickwandigen Parenchyms umgeben sind. Selbst die wenigen etwas größeren Bündel besitzen einen nur zwei- bis dreischichtigen Hadrom- und Leptombelag, so daß die Belege sämtlicher Bündel keineswegs mehr als den Zweck lokalmechanischen Schutzes haben. Die erstgenannten kleinen Bündel zeigen entweder eine rings geschlossene Parenchymscheide, oder diese ist über dem Leptom durch den winzigen Bastbelag unterbrochen, während die wenigen etwas größeren Bündel nur an den Flanken Scheidenzellen besitzen.

Die recht wenigen Queranastomosen sind nur schwach. Eine große Anzahl und Stärke derselben scheint auch überflüssig zu sein, da die Fiedern nur sehr schmal sind und die Gefahr des Einreißens parallel der Längsachse daher nicht sehr nahe liegt, zumal in der Lamina ohnehin schon der fast kontinuirliche Skelettmantel auch in dieser Beziehung eine gewisse Festigkeit bietet. Die Tatsache, daß die Fiedern in ihrer nach unten gewendeten Kante oft etwas einreißen, hat augenscheinlich darin ihren Grund, daß hier das innere Skelett einer Mittelrippe vollständig fehlt und der subepidermale Skelettmantel an der Oberseite durch das sehr umfangreiche Schwellgewebe unterbrochen ist. Auch die Gefahr des seitlichen Einreißens liegt schon ferner, da die Fiedern nur sehr kurz sind und überdies das subepidermale Skelett schon genügenden Widerstand leistet. Daher hat der Rand auch nur insofern eine Verstärkung erfahren, als die genannten Rippen und die Außenwand der nicht vollständig geschlossenen normalen Epidermis hier etwas stärker sind.

Wie sehr *Phoenix zeylanica* in ihrem anatomischen Blattbau auf die veränderten Lebensbedingungen reagiert, lehrte die Untersuchung eines Treibhausexemplares. Die Fiedern sind nur reichlich halb so dick, als die vom Tropenexemplar. Die Außenwand der Epidermiszellen ist ganz erheblich schwächer. Sehr dünn sind ferner die Radial- und Querwände der Epidermiszellen, sowie sämtliche Wände der Hypodermzellen. Dementsprechend haben die beim Tropenexemplar erwähnten Cuticularschichten hier eine geringere Dicke. Bedeutend stark reduziert aber sind die subepidermalen Bastrippen. Diese haben überdies größere Abstände und sind nicht durch dickwandiges Parenchym miteinander verbunden.

Es findet sich vielmehr unter der Epidermis eine kontinuirliche, überall gleich gebaute Hypodermschicht. Auch die Bündelbelege sind durchschnittlich etwas schwächer. Die Anzahl der Spaltöffnungen der Unterseite ist geringer als beim Tropenexemplar, während an der Oberseite das umgekehrte Verhältnis statthat. Zum Schluß bemerke ich noch, daß im Mesophyll ganz vereinzelt ein Raphidenschlauch auftauchte, während ich beim Tropenexemplar überhaupt keine zu entdecken vermochte.

16. **Arenga Wightii** Griff.

Diese Palme mit gleichmäßig gefiederten Blättern bewohnt die Inseln des indischen Archipels, wird aber auch auf dem Festlande Asiens angetroffen. Ihre Lieblingsplätze sind dichte, schattige Waldungen in der Nachbarschaft von Flüssen und Bächen. Da ferner in dem genannten Gebiete keine ausgesprochene Trockenheit eintritt, so entsprechen die Blätter unserer Palme in ihrem anatomischen Bau ganz den klimatischen Faktoren, indem sie einen hygrophilen Charakter tragen, wie aus folgender Darstellung hervorgeht.

Es handelt sich hier wie bei *Phoenix* um induplizierte Fiedern, deren Mittelrippe (Fig. 8) also eine untere Hauptrippe ist. Die Epidermiszellen der Blattoberseite sind von mittlerer Größe und ihre Radialwände verlaufen am Flächenschnitt in einer Schlangenlinie. Trotzdem könnte man sie im ganzen und großen als isodiametrisch bezeichnen, wenn nicht viele mehr oder minder gestreckt wären und zwar unter einem spitzen Winkel zur Längsachse der Fieder. Die Außenwand ist keineswegs stark und besteht kaum zur Hälfte aus einer Cuticula, die sich in die schwachen Radialwände nur bis zu deren halber Höhe erstreckt. Nur wenig dicker als die Außenwand sind die Innenwände.

Die Epidermiszellen der Unterseite zeigen am Querschnitt ein sehr winziges Lumen. Viele von ihnen sind parallel der Hauptachse der Fieder mehr oder minder gestreckt. Die Außenwand ist recht dünn, viel schwächer als die der Oberseite und besitzt nur eine sehr dünne Cuticula. Von auffallender Stärke sind im Vergleich zur Außenwand die Innenwände, die aus reiner Zellulose bestehen. Die Verdickungen in den Winkeln, die die Radial- und Querwände mit den Innenwänden bilden, sind derart, daß das Zellumen im Querschnitt und oft auch im Längsschnitt etwa einem Halbkreise gleicht, das heißt, falls die Außenwand gerade verläuft, wie es hier Regel ist. Die Radial- und Querwände verjüngen sich also allmählich von der inneren bis zur äußeren Tangentialwand. Sie erscheinen am Flächenschnitt recht dick und klein gewellt.

Das einschichtige Wassergewebe ist an der Oberseite besser ausgebildet als an der Unterseite. Die Wassergewebezellen der Oberseite sind ziemlich großlumig, relativ derbwandig und quergestreckt, während diejenigen der Unterseite zwar durchweg dieselbe Form haben, aber kleiner und dünnwandiger sind. So kommt es, daß die Radial- und Querwände der Wassergewebezellen der Oberseite reichlich so dick sind, als diejenigen der Epidermiszellen derselben Seite, und an der Unterseite dagegen das umgekehrte Verhältnis statthat.

Auch an dem Mesophyll, in dem sich nur wenige Raphidenschläuche finden, ist der hygrophile Charakter zum Ausdruck gekommen. Auf die beiden dünnwandigen Palisadenschichten folgt ein ebenso dünnwandiges, sehr lakunöses Schwammparenchym. In der unteren Blatthälfte verlaufen die kleinen Mestombündel, deren Leptombelag durch nur eine Mesophyllschicht von dem Wassergewebe der Unterseite getrennt bleibt. Die größeren Bündel dagegen übersteigen die Mitte, und die größten bringen an den betreffenden Stellen das Palisadengewebe völlig zum Verschwinden: ihre Belege bleiben wie an der Unter-, so auch an der Oberseite von dem Wassergewebe durch nur eine Schicht isodiametrischer Mesophyllzellen geschieden. Die Hadrom- und Leptombelege der kleinen, sowie der großen Bündel haben kaum mehr als die Bedeutung lokalmechanischen Schutzes.

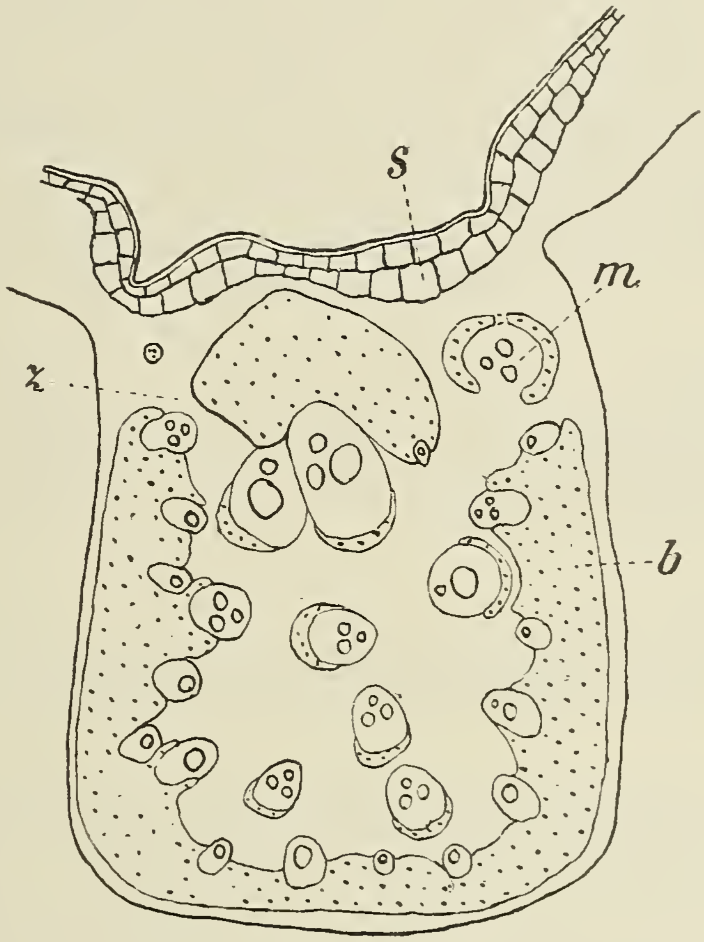


Fig. 8.

Querschnitt der Mittelrippe einer Blattfieder von *Arenga Wightii* (Exemplar vom natürlichen Standort). — m Mestom. b Bast. z Zugänge. s Schwellgewebe.

Die kleinen, aus ein bis acht weitlumigen Bastfasern bestehenden, über dem ganzen Querschnitt des Mesophylls zerstreut liegenden Gruppen sind keine durchgehenden Stränge und werden daher vorzugsweise lokale Bedeutung haben. Zweifelsohne dienen sie der Festigkeit des assimilierenden Gewebes zwecks Verhütung von Zerrungen, sind aber wenig oder garnicht geeignet, die Zug- beziehentlich Biegungsfestigkeit zu erhöhen. Als Träger der Fieder fungiert vielmehr fast allein das Skelett der oben erwähnten Mittelrippe (Fig. 8), dessen Elemente im ganzen und großen zu einem überaus biegungsfesten Hohlzylinder angeordnet sind. Gegen seitliches Einreißen sind die Fiedern in hohem Grade geschützt. Die Belege der beiden letzten Mestombündel sind nämlich miteinander verschmolzen und haben eine besondere Mächtigkeit gewonnen. Gegen das Zerschlitzen parallel ihrer Längsachse sind die Blattsegmente nur wenig gesichert, da die Queranastomosen nur schwach und in geringer Anzahl vorhanden sind.

Lehrt schon die Beschreibung der verschiedenen Gewebearten, daß das Blatt durchaus hygrophil gebaut ist, so wird dies durch den Bau der zahlreichen, nur an der Unterseite befindlichen Spaltöffnungen bestätigt. Diese sind nicht eingesenkt, haben aber eine große innere Atemhöhle: beides Eigenschaften, die den hygrophilen Typus kennzeichnen. Ferner ist die Cuticula der Kanalwandungen sehr dünn. Die steilen äußeren Cuticularhörnchen zeigen auf dem Flächenschnitt an der Eisodialöffnung zarte, in der Richtung des Kanals verlaufende Rippen.

An der Blattunterseite finden sich ferner zahlreiche Hautgebilde (Fig. 9), die denjenigen ähnlich sind, welche Bobisut (l. c. p. 15—18) bei der Darstellung der Blattanatomie von *Arenga saccharifera* beschreibt. Auch der filzartige Überzug der Blattunterseite, über den sich Bobisut in sehr eingehender Weise äußert, findet sich bei der von mir untersuchten Art wieder. Doch ließ sich bei dem mir zur Verfügung stehenden Material nicht mit Sicherheit feststellen, daß dieser Überzug aus Schildhaaren besteht, deren Fußstücke die obengenannten Hautgebilde sind, wie Bobisut behauptet.

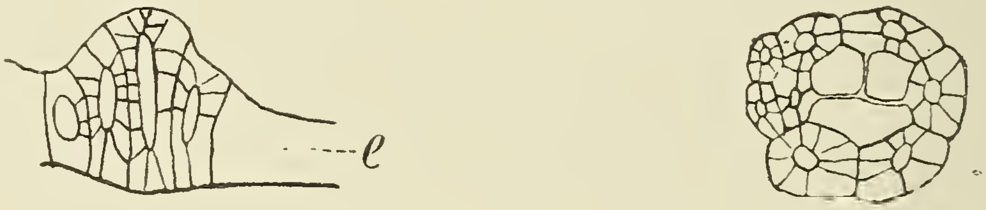


Fig. 9 *a*. Fig. 9 *β*.

Trichom einer Blattfieder von *Arenga Wightii* (Exemplar vom natürlichen Standort). *a* im Blattquerschnitt (e Epidermis), *β* im Blattflächenschnitt.

17. **Wallichia densiflora** Hook.

„Die Wallichien sind“ nach Seemann (l. c. p. 244) „niedrige wuchernde Palmen“ und „bilden in den Waldungen von Chittagong in Assam einen Teil des Unterholzes und tun dasselbe zu Darjeling und in den Vorbergen des Himalaya“. In diesen Gebieten herrscht während des Sommers (April bis Oktober) der Südwestmonsun, der die allgemeine Regenzeit verursacht, während in der anderen Jahreshälfte unter dem Einflusse des Nordostmonsuns im ganzen und großen Trockenheit herrscht. Dieser Trockenperiode wegen wäre bei *Wallichia densiflora* ein mehr xerophiler Blattbau zu erwarten. Da jedoch diese Palme nach dem obigen eine niedrige Schattenpflanze ist, so dürften die Schutzeinrichtungen gegen übermäßige

Transpiration nur in sehr mäßiger Ausbildung vorhanden sein. Diese Erwartungen werden bestätigt durch die folgende Beschreibung der Blattanatomie.

Wallichia ist eine dritte Gattung mit induplizierten Blattfiedern, so daß die Mittelrippe der einzelnen Fiedern des gleichmäßig gefiederten Blattes eine untere Hauptrippe ist. Am Querschnitt durch die Fiederlamina von *Wallichia densiflora* zeigen die Epidermiszellen ein recht niedriges Lumen, haben aber eine nicht geringe Breite und eine recht beträchtliche Länge. Sie laufen der Längsachse der Fieder parallel und erscheinen am Flächenschnitt an den Enden mehr oder minder zugeschärft. Die Radialwände sind sehr dünn. Etwas derber ist schon die innere Tangentialwand. Sehr dick ist allein die Außenwand, namentlich die der Oberseite. Doch ist die Cuticula, die auf die Radialwände bis zu deren halber Höhe in schwacher Ausbildung übergreift, nur von mäßiger Stärke. Die Zellen des einschichtigen, an der Oberseite gut, an der Unterseite dagegen weniger gut ausgeprägten Wassergewebes sind quergestreckt und in regelmäßigen Längsreihen angeordnet. Ihre Wände sind dicker als die Radialwände der Epidermiszellen.

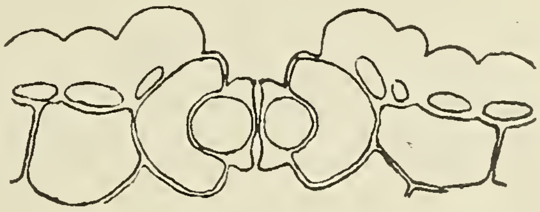


Fig. 10.

Spaltöffnungsapparat im Querschnitt einer Blattfieder von *Wallichia densiflora* (Exemplar vom natürlichen Standort).

Ist in der mittelstarken Cuticula ein mäßiger Transpirationsschutz gegeben, so hat das jetzt zu beschreibende Mesophyll durchaus hygrophilen Charakter, während die Stomata wiederum einen mehr xerophilen Typus zeigen.

Auf das Wassergewebe der Oberseite folgt eine Palisadenschicht, in der sich nicht wenige Raphidenschläuche finden. Das übrige Mesophyll ist als Schwammparenchym entwickelt. Das somit gut ausgebildete Durchlüftungssystem hat seine in relativ geringer Zahl vorhandenen Ein- und Ausgangspforten, die Stomata (Fig. 10) ausschließlich an der Blattunterseite, an der sich die Epidermiszellen vorwölben, während die Außenwand der Oberseite glatt ist. Der mit großer innerer Atemhöhle versehene Spaltöffnungsapparat wird von vier auffallend großen, weit über das Niveau der Oberhaut vorspringenden Epidermiszellen umgeben: zwei kurzen Polzellen, von denen jede zwei nebeneinander liegende, sich etwas über das Stoma vorbeugende Höcker trägt, und zwei gestreckten Seitenzellen. Damit ist über den Spaltöffnungen ein Krater und mit diesem ein windstiller Raum geschaffen (Fig. 10): eine Einrichtung, mittels der die Transpiration wesentlich herab gemindert wird. Die Cutinisierung der Außenseite der Schließzellenbauchwand reicht weit in die Atemhöhle hinein. Die äußeren Hörnchen sind stark cutinisiert, die inneren dagegen weit schwächer. Erstere sind an der Eisodialöffnung fein gerippt. Außer den Spaltöffnungen befinden sich an der Blattunterseite ähnliche Emergenzen, wie sie bei *Arenga* vorhanden sind.

Nur die wenigen großen Leitbündel erreichen mit ihren Belegen das Wassergewebe beider Seiten, während die übrigen, kleinen Bündel vollständig im Schwammparenchym eingebettet liegen. Abgesehen von den allerkleinsten Bündeln hat jedes einen Leptom- und Hadrombelag, die beide etwa von gleicher Stärke sind und nicht viel mehr als lokalmechanischen Schutz zu gewähren vermögen. Der Hauptträger der Fieder ist vielmehr in dem sehr biegungsfesten hohlzylindrischen Skelett der oben erwähnten Mittelrippe gegeben. Queranastomosen tauchen sehr selten auf und sind ohne Bastscheide. Gegen seitliches Zerschlitzen ist jedoch die Fieder wiederum vortrefflich geschützt. Die auf das Doppelte verdickte Randpartie (Fig 11) wird nämlich fast ganz von Bast (b) ausgefüllt, der nur sehr wenig Raum für Chlorophyllzellen übrig läßt. Die gewaltige Bastmasse besteht aus zwei übereinander gelegenen Hälften, die mehreren kleinen, gedrängt stehenden Mestombündeln (m) als ihnen gemeinsame Belege dienen.

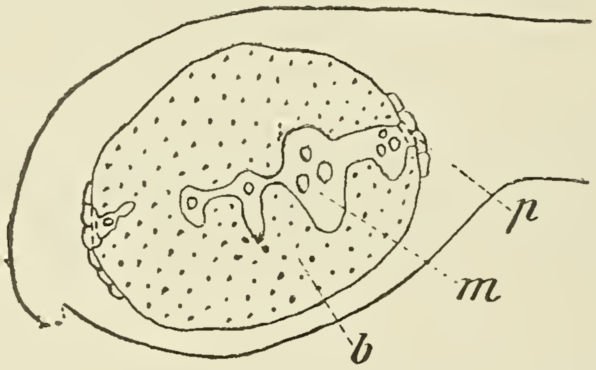


Fig. 11.
Querschnitt des Blattfiederrandes von *Wallichia densiflora* (Exemplar vom natürlichen Standort). — m Mestom. b Bast. p Parenchymscheide.

18. **Caryota urens** L.

bewohnt Malabar, Bengalen, Assam und andere Teile Indiens und lebt somit im ganzen und großen unter ähnlichen klimatischen Bedingungen, wie *Wallichia densiflora*. Der durchaus hygrophile Blattbau von *Caryota urens* läßt vermuten, daß diese Palme noch weniger wie die vorige unter den Einflüssen von Trockenzeiten zu leiden hat.

Das *Caryota*-Blatt hat wie das der drei vorigen Gattungen eine indulikate Blattlage, ist aber doppelt gefiedert. Der Teil, an dem die kleinen, Fischflossen ähnlich sehenden Blättchen (die Fiedern II. Grades) sitzen, entspricht also nicht der Rhachis, sondern der Mittelrippe (unteren Hauptrippe) eines einfach gefiederten Blattes (mit induplicater Blattlage). Das kommt auch in der Anatomie (Fig. 12 *a*) zum Ausdruck, indem das Skelett (b) einen Hohlzylinder darstellt, der viele Mestombündel (m) umschließt. Selbstverständlich nähert sich das Skelett demjenigen zylindrischer

Organe in höherem Grade, als dies meistens bei der Fiedermittelrippe eines einfach gefiederten Blattes der Fall ist. Zudem behalten die Zugänge (z) oft nicht ihre seitliche Lage, sondern treten an anderen Stellen auf. Auch ist häufig nur ein Zugang vorhanden.

Die langgestreckten Epidermiszellen der Lamina, deren Breite durchweg nahezu doppelt so groß ist als die geringe Höhe, haben mäßig verdickte Radial- und Querwände mit zahlreichen Poren. Die Außenwände, namentlich die der Oberseite sind ziemlich derb sind besitzen wie die Radialwände eine nur dünne Cuticula. Die großlumigen Zellen des einschichtigen Wassergewebes beider Seiten und quergestreckt und ordnen sich zu Längsreihen. Sie sind sehr wohl geeignet, auf wenige Stunden einen etwaigen Transpirationsverlust zu decken. Die relativ großen Spaltöffnungsapparate, deren Vorkommen sich fast ausschließlich auf die Unterseite beschränkt, haben eine sehr große innere Atemhöhle und sind nicht eingesenkt.

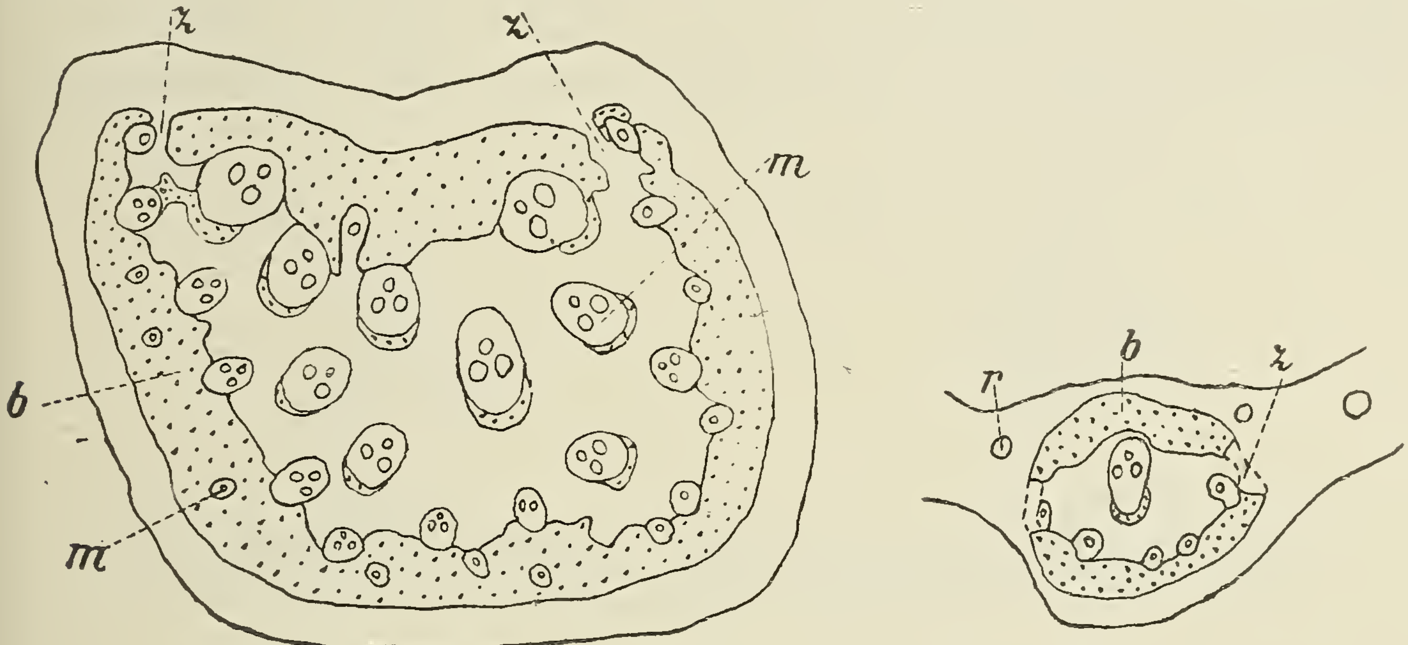


Fig. 12 *α*. Fig 12 *β*.

Caryota urens (Exemplar vom natürlichen Standort). — *α* Querschnitt durch die Fiedermittelrippe, d. i. in diesem Falle die Spindel, an der die Fiederblättchen (die Fiedern II. Grades) sitzen. *β* Querschnitt durch die Verlängerung obengenannter Spindel in der Mitte des endständigen Fiederblättchens.
m Mestom. b Bast. z Zugänge. r Raphidenschlauch.

Die äußeren Cuticularhörnchen der relativ stark cutinisierten Schließzellenbauchwand sind an der Eisodialöffnung fein gerippt.

Wie die Epidermis und die Stomata, so trägt auch das Mesophyll hygrophilen Charakter. Mit dem Vorhandensein eines typischen, umfangreichen Schwammgewebes ist ein sehr geräumiges Durchlüftungssystem gegeben. Nur die erste grüne Schicht der Oberseite besteht aus palisadenartigen Zellen und zeigt daher nur kleine Interstitien. Sowohl in dem Schwammparenchym, als auch in dem Palisadengewebe finden sich Raphidenschläuche (Fig. 12 *β*, r) in auffallend großer Zahl. Ihre Größe ist sehr variabel. Einer der größten, die ich gemessen habe, hatte die enorme Länge von 296 μ und einen Durchmesser von 55 μ. Die Länge der kleinsten betrug etwa den dritten bis vierten Teil von der der größten.

Die meisten Gefäßbündel der Lamina sind nur klein, befinden sich in der Mitte des Mesophylls und haben einen aus nur schwachen

Bastfasern bestehenden, einschichtigen Leptom- und Hadrombelag, der bei manchen Bündeln stellenweise zweischichtig ist. Die sehr wenigen größeren und großen Bündel bilden mit ihren mächtigen, aus starken Bastfasern bestehenden Belegen die kleinen (Fig. 13 β.) bezw. großen (Fig. 13 α.) Rippen, die Rippen zweiten Grades. Während die Belege der kleinen Bündel hiernach nur den Zweck lokalmechanischen Schutzes erfüllen können, haben die gewaltigen Bastsicheln (b) der Rippen (Fig. 13 α und β) offenbar noch eine weitere Aufgabe, nämlich die, dem Blättchen die nötige Festigkeit zu verleihen. Die nur spärlich auftretenden Queranastomosen sind sehr schwach. Der Fiederrand zeigt keine besondere Verstärkungen. Diese sind auch nicht erforderlich, da die Fiederchen nur sehr kurz sind und die Gefahr des seitlichen Einreißen daher sehr fern liegt.

An dem von mir untersuchten Treibhausexemplar haben die Rippen der Blattsegmente, sowie die Spindel, an der letztere sitzen, ein schwächeres Skelett, als beim Tropenexemplar: alles Unterschiede, die nicht den Transpirationsschutz, sondern die Festigkeit betreffen und daher wohl aus den Standortsverhältnissen zu erklären sind, indem der Wind, dem unsere schlanke Palme am natürlichen Standort ausgesetzt ist, im Treibhaus fehlt. In Ermangelung eines besonderen Transpirationsschutzes bei beiden Exemplaren ist wahrscheinlich die Tatsache, daß die Mestombündelzahl beim Tropenexemplar eine größere ist, dahin zu verstehen, daß die Blätter des Tropenexemplares stärker transpirieren.

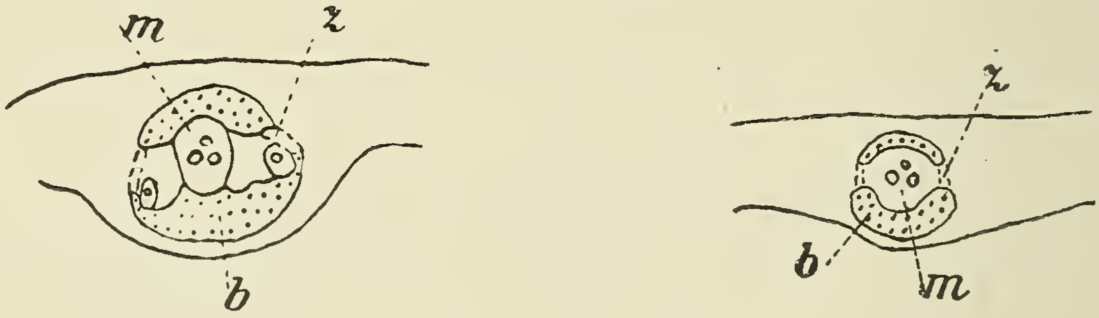


Fig. 13 α. Fig. 13 β.

Caryota urens (Exemplar vom natürlichen Standort). — Querschnitt aus der Mitte eines Seitenblättchens; α durch eine grosse, β durch eine kleine Rippe. m Mestom. b Bast. z Zugänge.

19. **Pinanga Kuhlii.**

Die Heimat dieser Palme ist der indische Archipel. Es handelt sich hier also um dieselben klimatischen Bedingungen, unter denen die beschriebene *Arenga*-Art existiert. Damit im Einklang steht die Tatsache, daß das Blatt unserer Palme in hohem Grade hygrophil gebaut ist.

Die Epidermiszellen der Oberseite strecken sich unter einem Winkel von etwa 60° zur Längsachse der Blattsegmente und sind als schiefwinklige Parallelogramme derart in Reihen angeordnet, daß diese, sowie die Durchschnittsrichtung der gleichliegenden kurzen Wände der Zellen derselben Reihe mit der genannten

Segmentachse parallel laufen. Die Epidermis der Unterseite läßt so gut wie garnicht diese Anordnung der etwas schräg orientierten Zellen erkennen. Die Epidermisaußenwand beider Seiten ist als solche recht schwach und ist mit einer sehr dünnen Cuticula versehen, die in die Radialwände kurze Fortsätze sendet. Ein subepidermales Wassergewebe, das bei allen übrigen untersuchten Arten vorhanden ist, fehlt hier. Obgleich die Epidermis durch die Großlumigkeit ihrer Zellen und die geringe Dicke der Radialwände in der Bedeutung als peripherisches Wasserreservoir erheblich gewinnt, so vermag sie doch keineswegs dasselbe zu leisten, wozu ein besonderes Wassergewebe in Kombination mit einer selbst nur kleinzelligen Epidermis imstande wäre.

Sowohl an der Ober-, als auch an der Unterseite finden sich Hautdrüsen in relativ großer Anzahl. Am Flächenschnitt erscheint ihre Umrißlinie als Kreis oder als Ellipse (Fig. 14*β*), deren größte Achse die Richtung der Epidermiszellen hat, während sie am Querschnitt (Fig. 14*a*) die Form eines Bechers oder eine diesem ähnliche Gestalt annimmt. Die genannten Gebilde sind gekammert und zwar in sehr verschiedener Weise, indem nicht nur die Anordnung, sondern auch die Zahl der inneren Kammerwände sehr variiert. Letztere, sowie die an die Atmosphäre grenzende Außenwand sind getüpfelt. Sehr wahrscheinlich handelt es sich hier um Hydathoden. Zeigt die geringe Dicke der Cuticula, sowie der Mangel eines besonderen Wassergewebes an, daß der Wasserverlust durch Transpiration eigentlich nie die Zufuhr erheblich übersteigt, so wäre aus der Gegenwart von Hydathoden zu schließen, daß im Gegenteil der Zudrang von unten her zu Zeiten das Transpirationsmaß in dem Grade übertrifft, daß Wasser in flüssiger Form ausgeschieden werden muß und somit die genannten Sicherheitsventile erforderlich sind (vgl. allg. Tl. p. 98).

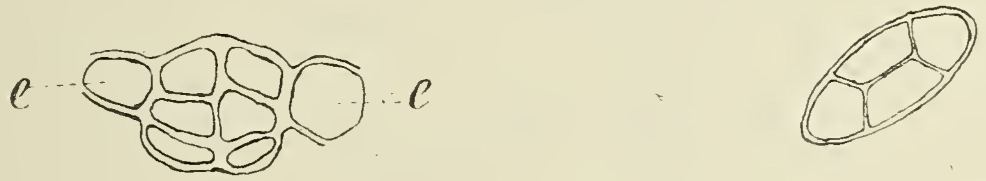


Fig. 14 *a*. Fig. 14 *β*.

Hydathode, *a* im Querschnitt, *β* im Flächenschnitt der Blattlamina von *Pinanga Kuhlii* (Exemplar vom natürlichen Standort). — e Epidermiszellen.

Wie das Hautgewebe, so besitzt auch das Durchlüftungssystem einen hygrophylen Charakter. Es ist sehr geräumig, indem das Mesophyll fast ganz als sehr lakunöses Schwammparenchym entwickelt ist und kleine Interstitien sich nur zwischen den etwas palisadenartig gestreckten Zellen der obersten Schicht finden. Die Ein- und Ausgänge des Interzellularnetzes, die Stomata, haben eine große innere Atemhöhle und sind nicht eingesenkt.

Die meisten Gefäßbündel sind nur klein, liegen mehr in der unteren Hälfte des Blattquerschnittes und haben einen nur einschichtigen, aus feinen Bastfasern bestehenden Leptombelag, während sie im übrigen Teil von einer deutlich abgesetzten, aus sehr langen, chlorophyllführenden Zellen bestehenden Parenchymscheide umgeben sind. Nur einige der großen Bündel besitzen auch einen Hadrombelag, der aber stets sehr schwach ist und vielfach nur in isoliert auftretenden schwachen Bastfasern besteht. Bei solchen Bündeln ist der Belag über dem Leptom zwei- bis dreischichtig und dieses in vier, bei den größten Bündeln mitunter sogar in sechs Teile zerklüftet.

Im Mesophyll zerstreut finden sich aus ein bis acht feinen Fasern bestehende, blindendigende Bastgruppen. Unter diesen sind namentlich diejenigen erwähnenswert, die sich an die Epidermis der Oberseite anlehnen. Sie bilden eine der Epidermis zugekehrte flache Hohlrinne, in der eine meistens an die Epidermisinnenwand grenzende, ununterbrochene Reihe von Stegmata verläuft (Fig. 16, i).

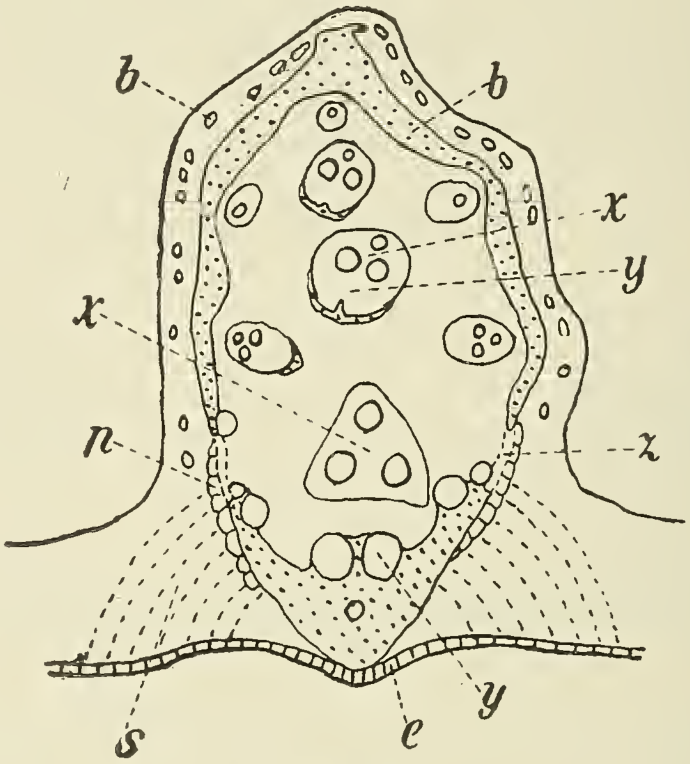


Fig. 15.

Querschnitt einer oberen Hauptrippe des ungleichmässig gefiederten Blattes von *Pinanga Kuhlii* (Exemplar vom natürlichen Standort). — e Epidermis. s Schwellgewebe (Streckungsrichtung der Zellen durch punktierte Linien angedeutet). p Parenchymscheide. z Zugänge. b Bast. x Hadrom. y Leptom.

Die eigentlichen Träger im Blatte sind die oberen Hauptrippen (Fig. 15; vgl. allg. Tl. p. 93 u. 94). Da das Blatt ungleichmäßig gefiedert ist und somit nur wenige untere Kanten der ehemaligen Falten durch Spaltung aufgelöst sind, so habe ich noch die erhalten gebliebenen Unterkanten (untere Hauptrippen) zu erwähnen. Wie Figur 16 zeigt, heben dieselben sich nur wenig von der Lamina ab. Gegen Schub- oder Scherkräfte sind die Segmente insofern geschützt, als der Rand unter der Epidermis der Ober- und Unterseite kräftige Bastplatten besitzt und überdies die Randbündel stärkere Belege haben als die übrigen Bündel. Queranastomosen sind in der ganzen Blattlamina sehr spärlich und außerordentlich schwach.

Das untersuchte Treibhausexemplar zeigte keine nennenswerte Abweichungen, wie auch nicht anders zu erwarten war.

20. **Martinezia Lindeniana** Wdl.

Das gleichmäßig gefiederte Blatt besitzt reduplizierte Fiedern. Das beweist auch die Anatomie der Mittelrippe (Fig. 17), indem das Schwellgewebe (s) sich an der Blattunterseite befindet. Ausnahmsweise springt die Mittelrippe nach derselben Seite vor, und somit gehört *Martinezia Lindeniana* zu den wenigen Palmen, die in dieser Beziehung von der Regel abweichen (vgl. allg. Tl. p. 87).

Figur 18 zeigt einen Querschnitt durch die Lamina. Die Epidermiszellen der Oberseite haben dieselbe Streckungsrichtung und Anordnung zu Längsreihen, wie diejenigen von *Pinanga Kuhlii*, während die Epidermiszellen der Unterseite teils nur wenig in der Richtung der Längsachse, teils überhaupt nicht gestreckt sind. Die Radial- und Querwände der Epidermiszellen beider Seiten sind relativ dick und diejenigen der Unterseite stark getüpfelt. Die Innenwände sind etwas stärker. Die Außenwand, die wiederum nur wenig dicker ist als die Innenwände, besitzt eine nur dünne Cuticula, die schwache Fortsätze in die Radial- und Querwände sendet. Auch die Bauchwand der Schließzellen des Spaltöffnungsapparates ist nur sehr schwach cutinisiert. Die äußere Atemhöhle der nur an der Blattunterseite vorhandenen Stomata ist so klein, daß sie bezüglich der Herabsetzung der Transpiration wohl kaum in Betracht kommt. Das Wassergewebe ist einschichtig und besteht aus großen, mit derben Radial- und Querwänden versehenen, quergestreckten Zellen. Da die Epidermiszellen nahezu so hoch sind, als die Wassergewebezellen, so unterstützen sie letztere in der Funktion der Wasserspeicherung in hohem Grade. Auf das beiderseitige Wassergewebe folgt grünes Mesophyll, in dem sich nur sehr wenige Raphidenschläuche (Fig. 17, r) finden. Nur die Zellen der oberen Mesophyllschicht sind palisadenartig. Das übrige Chlorophyllgewebe ist als Schwammparenchym entwickelt.

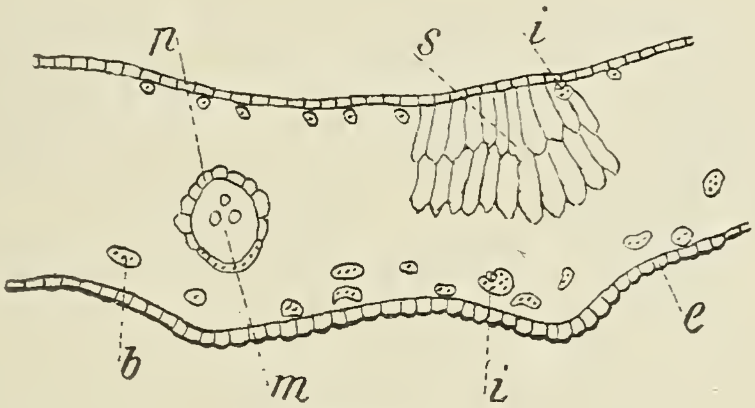


Fig. 16.

Pinanga Kuhlii (Treibhausexemplar). Querschnitt durch die ausgebreitete untere Faltenkante, die sich nicht zu einer Rippe entwickelt hat. — e Epidermis. s Schwellgewebe. p Parenchymscheide des Mestombündels (m). b Bast. i Kieselkörper.

Wohl kennzeichnet die geringe Dicke der Cuticula, das Fehlen einer nennenswerten äußeren Atemhöhle über den Spaltöffnungen, sowie das geräumige Durchlüftungssystem unsere Palme als eine hygrophile Pflanze; der beschriebene hohe Wassergewebemantel aber zeigt an, daß *Martinezia Lindeniana* an ihrem natürlichen

Standort (im westlichen Teile des tropischen Südamerikas) zeitweise, namentlich in den heißen Mittagsstunden, einen Transpirationsverlust zu erleiden haben muß, den die Wurzeln momentan nicht vollständig zu ersetzen vermögen.

Fast sämtliche Mestombündel sind verhältnismäßig nur klein und von einer ein-, höchstens zweischichtigen, überall gleich starken Skelettscheide (Fig. 18, b′) umgeben. Die Zugänge (z) bestehen aus Parenchymzellen, die mit den Bastzellen gleiche Wandstärke haben. Das Leptom (y) ist im Vergleich zum Hadrom (x) auffallend groß. Den Skelettring umgibt wiederum eine Parenchymscheide, die bei den kleinsten Bündeln geschlossen (p) und nur bei den größeren über dem Hadrom- und Leptombelag geöffnet (p′) ist. Recht große Bündel sind sehr selten. Obgleich diese als schwache Rippen im Blatte erscheinen, so bleiben ihre kräftigen Belege doch durch chlorophyllführende Zellen von dem Wassergewebe beider Seiten getrennt. Ihr Leptom ist in vier Teile zerklüftet. Ganz besonders erwähnenswert sind die Zugänge im Skelettringe dieser größten Bündel, sowie in dem der oben erwähnten Mittelrippe. (Fig. 17, z) Dieselben bestehen nämlich aus typischen Steinzellen.

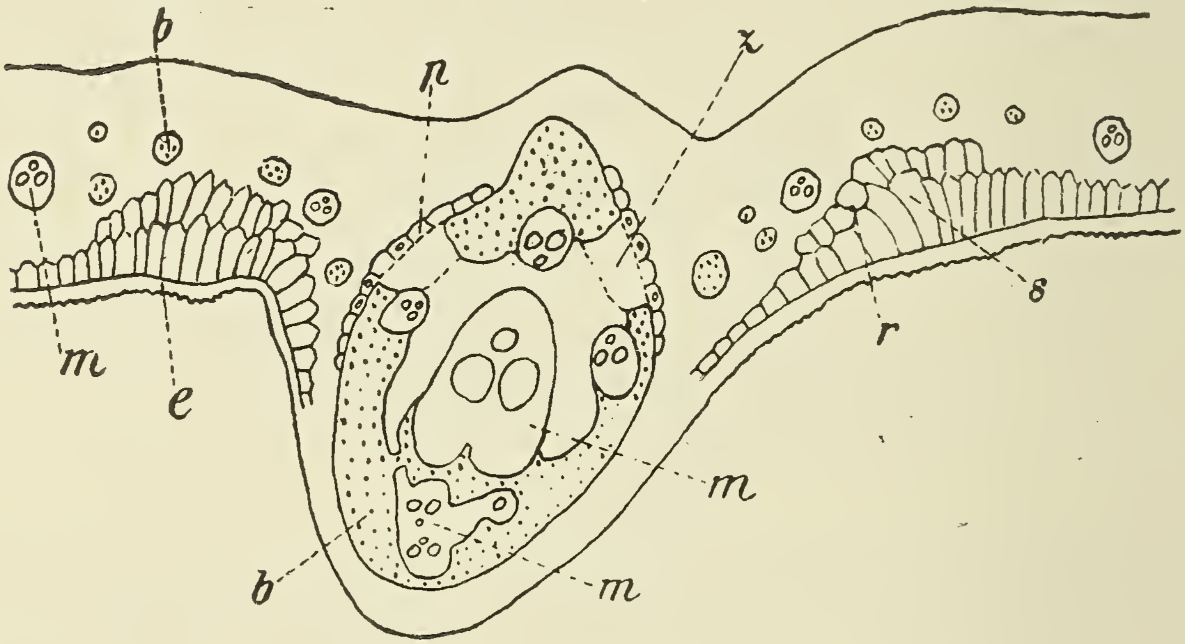


Fig. 17.

Querschnitt der Mittelrippe einer Blattfieder von *Martinezia Lindeniana* (Exemplar vom natürlichen Standort). — e Epidermis. s Schwellgewebe. m Mestom. b Bast. z Zugänge. p Parenchymscheide. r Raphidenschlauch.

Kann sonach außer der Mittelrippe (Fig. 17) höchstens noch die Stereomscheide der eben beschriebenen sehr wenigen größten Mestombündel Anspruch auf Biegungsfestigkeit erheben, so tritt die Zugfestigkeit im Blattbau desto stärker hervor. Etwa in der Mitte des Blattquerschnittes (Fig. 18), durchweg in gleicher Ebene mit den Gefäßbündeln, befinden sich zahlreiche, sehr starke, von Stegmata übersäte Bastzylinder (b), die vermöge ihrer Lagerung der Fieder eine enorme Zugfestigkeit verleihen. Damit nimmt *Martinezia Lindeniana* eine Sonderstellung ein, weil nämlich das Skelett der Lamina aller übrigen untersuchten Arten im Gegensatz zu demjenigen der Lamina der in Rede stehenden Palme eine mehr oder weniger biegungsfeste Konstruktion repräsentiert. Der zugfeste Bau der Fiederlamina von *Martinezia Lindeniana* läßt vermuten, daß die breit endigenden, schwer herabhängenden Fiedern stark auf Zug beansprucht werden. Indem die Queranastomosen nur sehr spärlich und schwach sind und Randverstärkungen fehlen, haben die Fiedern eine besondere Festigung gegen scherende Kräfte nicht erfahren.

21. **Jubaea spectabilis** H. Bonpl.

Das untersuchte Material stammt aus Chile, der Heimat dieser Palme, und zwar aus der Umgegend von Valparaiso. In Chile bringt die wärmere Jahreshälfte eine ausgesprochene Trockenheit, und die Regen der feuchten, kühleren Zeit sind vielfach von heftigen Stürmen begleitet. *Jubaea spectabilis* erträgt demnach nicht nur eine längere Dürre, sondern widersteht auch den Angriffen der Stürme und dem Anprall der Niederschläge. Diese Tatsache läßt vermuten, daß die Blattorgane mit einem ausgiebigen Transpirationsschutz und einem kräftigen Skelett ausgerüstet sein müssen, was denn auch die anatomische Untersuchung bestätigt, deren Resultate ich hier folgen lasse.

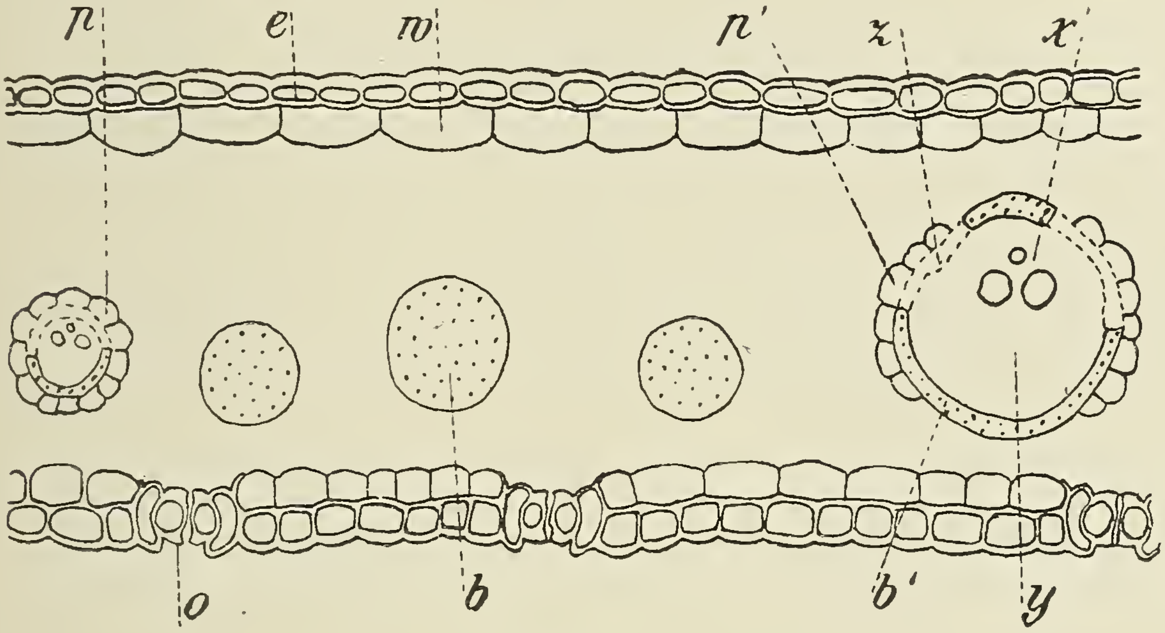


Fig. 18.

Querschnitt der Blattlamina von *Martinezia Lindeniana* (Exemplar vom natürlichen Standort). — e Epidermis. w Wassergewebe. o Stomata. b und b' Bast. x Hadrom. y Leptom. z Zugänge. p und p' Parenchymscheide.

Die Blattsegmente sind sehr dick. Die Epidermiszellen der Oberseite zeigen am Querschnitt eine ziemliche Größe und erscheinen am Flächenschnitt teils isodiametrisch, teils quergestreckt. Sie besitzen derbe Radial- und Querwände. Die Innenwände sind ein wenig schwächer; die Außenwände (Fig. 19, a) dagegen sind recht stark. Die Epidermiszellen der Unterseite sind sehr niedrig und schmal, aber mehr oder minder langgestreckt. Ist ihre Außenwand (a') auch weit schwächer, als die der oberseitigen Epidermiszellen, so ist sie immerhin ansehnlich verdickt, während die übrigen Wände nur dünn sind.

Die kleinen, nur an der Unterseite befindlichen Spaltöffnungen sind zwar wenig oder garnicht eingesenkt. Indem aber sämtliche Wände der beschriebenen Epidermiszellen der Ober- und Unterseite bis auf eine dünne, das Lumen auskleidende Schicht cutinisiert sind, ist dem Blatte ein äußerst wirksamer Transpirationsschutz verliehen. Sollte trotzdem der Transpirationsverlust in den heißesten Stunden der Trockenzeit größer sein als die Zufuhr durch die Wurzeln, so ist unsere Palme selbst dann nicht in Gefahr. Sie besitzt nämlich ein sehr geräumiges subepidermales Wasserreservoir (Fig. 19), das den absoluten Verlust, die Differenz zwischen Abgabe und Zufuhr, auf seine Kosten übernimmt und sich wieder füllt, sobald die Transpirationsgröße unter das Maß der Zufuhr hinabsteigt. Das Wassergewebe der Unterseite ist zwar nur einschichtig und besteht aus niedrigen Zellen, die am Flächenschnitt isodiametrisch erscheinen und etwas verdickte Wände besitzen. Das Wasserreservoir der Oberseite dagegen läßt durchschnittlich drei Lagen erkennen, deren mit mäßig verdickten Wänden versehene Zellen durchweg recht groß und quergestreckt sind.

Wie das Hautgewebe, so trägt auch das Mesophyll ein xerophiles Gepräge, indem das Durchlüftungssystem auf ein Minimum reduziert ist. Das ganze Mesophyll zeigt nämlich nur sehr enge Interstitien und besitzt somit ein recht festes Gefüge, zumal seine Elemente nur klein sind. Fast alle Zellen sind palisadenartig gestreckt; nur diejenigen der untersten Schicht erscheinen am Querschnitt isodiametrisch, am Längsschnitt jedoch auch palisadenartig.

Ebensoviel Raum wie das Mesophyll nehmen die Bastmassen mit den Mestombündeln ein (Fig. 19). Auf das Wassergewebe der Oberseite folgen nämlich sehr gedrängt stehende, gewaltige, auffallend hohe Bastrippen, an die sich verhältnismäßig kleine Leitbündel lehnen. Jede zweite (b) dieser Rippen ist durchgehends mehr oder weniger größer als die übrigen (b′), und das betreffende Mestombündel (m), das meistens auch etwas größer ist als die übrigen (m′) Bündel, rückt demzufolge über die Mitte des Blattquerschnittes hinaus, während die die kleineren Skelettstränge begleitenden Bündel (m′) in der Mitte liegen. Der Leptombelag (b″) der unterhalb der Mitte des Querschnittes gelegenen Bündel ist weit schwächer als die gewaltigen Hadrombelege b und b′, besitzt aber immerhin eine ansehnliche Stärke. Er umklammert das Leptom (y), das mitunter in zwei übereinander gelegene Gruppen geteilt ist (Fig. 19), und eine Lage dickwandigen, porenreichen Parenchyms (z) zu beiden Seiten des Hadroms (x) verbindet ihn mit dem Hadrombelag (b). Da nun ferner der Leptombelag das Wassergewebe der Unterseite erreicht, so resultiert ein gewaltiger, durchgehender, von Wassergewebe zu Wassergewebe reichender I-Träger.

Anders steht es mit den Trägern, die mit den eben beschriebenen alternieren. Daß sich an die betreffenden Bastrippen (b′) der Oberseite durchschnittlich kleinere Leitbündel (m′) lehnen, die überdies wegen der geringeren Höhe ihrer Rippen (b′) in der Mitte des Blattquerschnittes liegen, habe ich bereits erwähnt. An die den betreffenden Bastrippen opponiert stehenden Skelettstränge (b‴), die selbst kleiner sind als die gleichliegende Gurtung (b″) der oben beschriebenen Träger, lehnen sich ebenso kleine Bündel (m″). Das grüne Mesophyll, das beide übereinander gelegene Bündel trennt, ist vermöge seines festen Gefüges in Kombination mit den Bündeln imstande, die Funktion eines Füllgewebes auszuüben, so daß es sich auch hier um recht kräftige, von Wassergewebe zu Wassergewebe reichende I-Träger handelt.

Aus der Zeichnung und Beschreibung ist ersichtlich, daß die Blattsegmente von ganz außergewöhnlicher Festigkeit sind. Es erscheint daher verständlich, daß sie den gewaltigen Stürmen und Regengüssen standzuhalten vermögen. Selbst gegen das Zerschlitzen parallel der Längsachse der Fiedern besitzen diese einen kräftigen Schutz, und zwar in zahlreichen starken Queranastomosen. Randverstärkungen gegen seitliches Einreißen sind jedoch nicht vorhanden. Die Lamina wird im Gegenteil nach dem Rande zu dünner; die Träger werden merkwürdigerweise nicht nur schwächer, sondern auch seltener und schwinden zuletzt sogar vollständig.

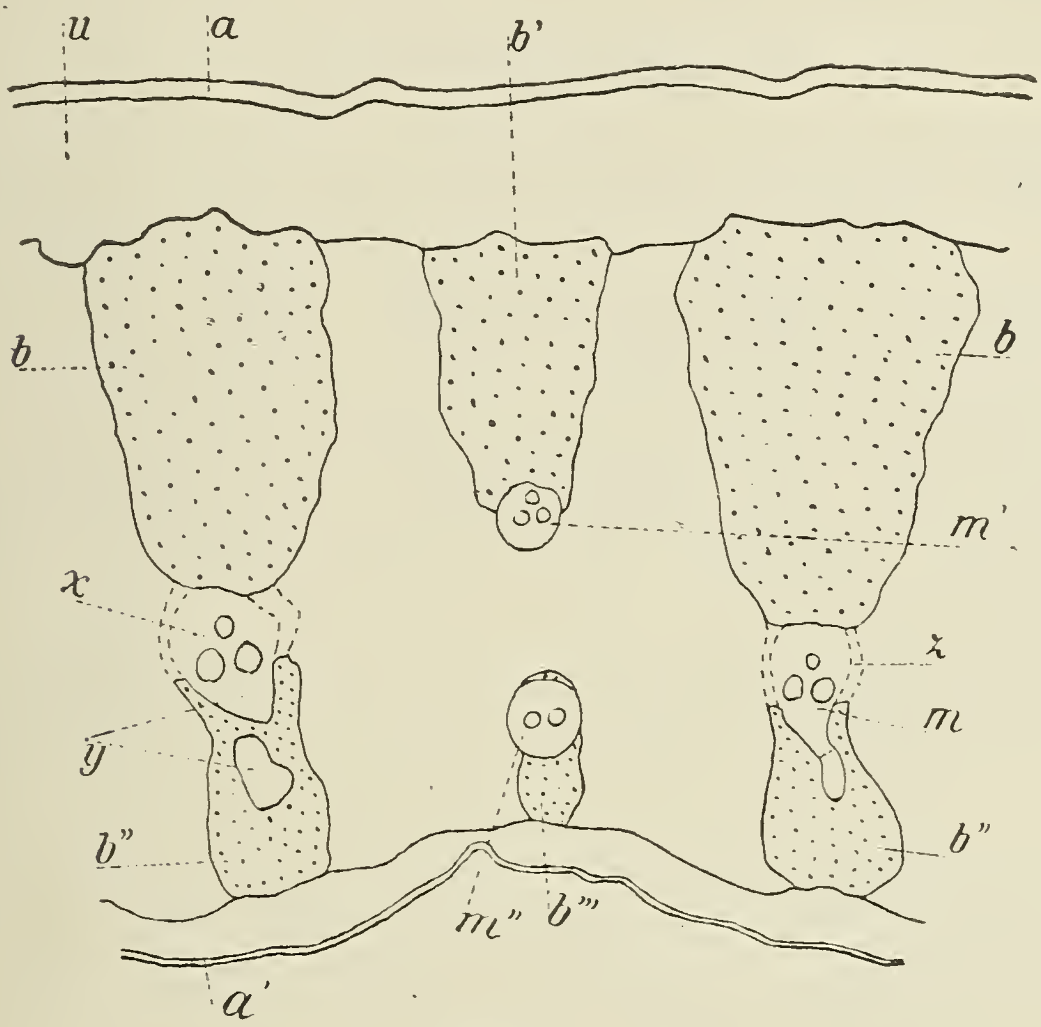


Fig. 19.

Querschnitt der Blattlamina von *Jubaea spectabilis* (Exemplar vom natürlichen Standort). a und a′ Epidermisaussenwand. u Epidermis + Wassergewebe. b, b′, b″ und b‴ Bast. z Zugänge. m (x Hadrom, y Leptom), m′ und m″ Mestom.

Die Verjüngung der Lamina, sowie das Schwächerwerden und Schwinden der Träger wiederholt sich in der Nähe der Mittelrippe. Diese nähert sich in ihrem anatomischen Bau dem Fächerpalmentypus (vgl. p. 92 und 94), indem einmal das Schwellgewebe ungeteilt bleibt und zum andern jedes vorhandene Mestombündel seine eigenen Belege besitzt, so daß ein mehrere Bündel umschließender Skelettzylinder nicht vorhanden ist. Doch rückt das zentral gelegene Bündel, dessen Leptom in vier oder sechs Gruppen zerklüftet ist, durch seine Größe und die Stärke seiner Belege so sehr in Vordergrund, daß die wenigen anderen noch vorhandenen Bündel, die sehr klein sind und überdies keine nennenswerte Belege besitzen, gleichsam verschwinden. Zum Schluß mag noch erwähnenswert sein, daß der Skelettring des großen Bündels zwar nicht schwach ist, seine Größe wie überhaupt seine Stärke aber durchaus nicht der Skelettstärke der Lamina entspricht, während bei anderen Fiederpalmen der Bastzylinder der Mittelrippe der Hauptträger, bei manchen Arten sogar der einzige aus Skelettzellen bestehende Träger der Fieder ist.

22. **Nipa fruticans** Thunb.

Diese niedrige Buschpalme mit vier bis sechs Meter langen, regelmäßig gefiederten Blättern ist endemisch im malayischen Archipel. Von dort, und zwar von der Halbinsel Malakka, stammt auch das von mir untersuchte Material. Malakka gehört zu denjenigen Gebieten, deren Klima für das Gedeihen der Palmen im allgemeinen am günstigsten ist. „Die geographische Lage bestimmt die intensive Wärme“, die weder erhebliche Tages-, noch Jahresdifferenzen zeigt. Die Luftfeuchtigkeit „wird durch das Meer gewährleistet“. Außerdem bringt der Sommermonsun aus Südwesten reichliche Niederschläge, während diese zur Zeit der Herrschaft des Nordostmonsuns im ganzen und großen ausfallen. An genügender Bodenfeuchtigkeit aber fehlt es unserer Palme selbst in dieser mehr trockenen Jahreszeit nicht, da sie hauptsächlich die feuchten Gestade des Meeres bewohnt und nur an den Flußläufen ins Innere des Landes eindringt. Mit dem Vorhandensein reichlichen Grundwassers allein ist aber nur wenig getan: es kann, selbst wenn die Wurzeln vom Wasser umspült werden, die Abgabe durch Transpiration die Zufuhr übersteigen, zumal einerseits die Wurzeln salzhaltiges Wasser nur schwer aufzunehmen vermögen, und andererseits die Blätter, namentlich zur heißesten Tageszeit, einer starken Insolation ausgesetzt sind. Welche Einrichtungen nun im Blattbau unserer Palme getroffen sind, um der genannten Gefahr zu begegnen, mögen die Resultate der anatomischen Untersuchung lehren.

Die Epidermiszellen beider Seiten haben durchweg die Form von rechteckigen, parallel zur Blattfläche gerichteter Platten, indem sie (namentlich diejenigen an der Blattunterseite) eine sehr geringe Höhe besitzen und in Längsreihen angeordnet sind. Als recht kleine Zellen erscheinen sie zwar auch in der Flächenansicht; immerhin aber ist ihre Länge und Breite weit größer als die Höhe. Bald übertrifft die Länge die Breite oder umgekehrt, bald sind beide einander gleich. Die Radial-, Quer- und Innenwände sind recht dünn. Derber ist zwar die Außenwand, als solche aber auch nur recht schwach. Trotzdem ist in den Epidermiszellen ein nicht unbedeutender Transpirationsschutz gegeben, indem ihre sämtlichen

Wände so gut wie vollständig verkorkt sind. Dazu ist die Epidermisaußenwand der Oberseite mit einer, wenn auch nur dünnen krustenförmigen Wachsschicht bedeckt.

Daß die betreffenden Lebensbedingungen einen nicht geringen Transpirationsschutz erheischen, beweist auch die Lage und der seltsame Bau der zahlreichen, nur an der Blattunterseite befindlichen Spaltöffnungen (Fig. 20). Damit diese durch ihre Gegenwart die Verdunstung wenig oder garnicht begünstigen, sind sie einmal eingesenkt. Zum andern hat der Wasserdampf, der sich in der geräumigen inneren Atemhöhle sammelt, eine sehr hohe Spalte zu passieren, bevor er die nicht zu unterschätzende äußere Atemhöhle erreicht. Endlich besitzt die Spalte eine den Zellen des Spaltöffnungsapparates zum Schutz dienende derbe Cuticularauskleidung (Fig. 20 *α* und *γ*), die noch weit auf die Innenwand der Nebenzellen übergreift.

Der seltsame Bau der Spaltöffnungen ist bereits eingehend von Bobisut (l. c.) beschrieben und durch zwei Zeichnungen illustriert worden. Doch führen meine Untersuchungen in einigen Punkten zu anderem Resultat. Die Cuticularvorsprünge beider Bauchwände stehen nach meinen Befunden oft einander opponiert; wo aber die Zähne der einen Wand in die Lücken der andern zeigen, passen erstere vielfach nicht in diese hinein, so daß eine Verzahnung in dem Grade, wie Bobisut angibt, meinen Untersuchungen zufolge mindestens zweifelhaft ist. Ferner verläuft die punktierte Linie (Fig. 20*α* und *γ*), die die Cuticularschicht der Bauchwand der Schließzellen abgrenzt, in der äußeren Partie wesentlich anders (vgl. die betr. Figg.), indem, wie ich oben bereits erwähnt habe, nicht nur die Epidermisaußenwand, sondern auch alle übrigen Wände der Epidermiszellen cutinisiert sind, sogar die dünne Innenwand, die der dicken äußeren Tangentialwand der noch zu besprechenden subepidermal gelegenen Zellen angelagert ist. Endlich besitzen die Nebenzellen, im Gegensatz zu Bobisut's Angaben, ein wohlentwickeltes inneres Hautgelenk, und das äußere ist nach meinen Befunden weit besser ausgebildet, als aus Bobisuts Zeichnung zu schließen ist. Die Mechanik des Öffnens und Schließens mag dahingestellt bleiben.

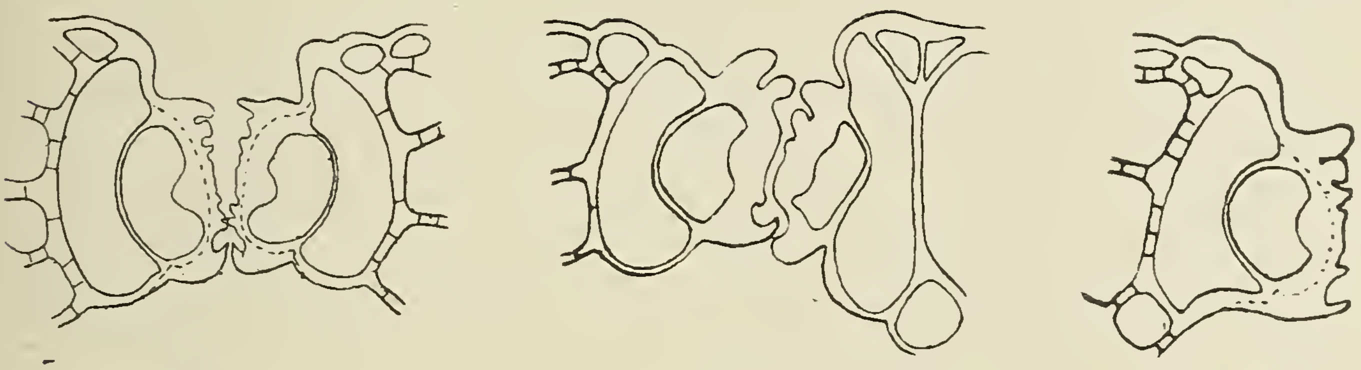


Fig. 20*α*. Fig. 20*β*. Fig. 20*γ*.

Stomata des Blattes von *Nipa fruticans* (Exemplar vom natürlichen Standort). Die punktierte Linie in *α* und *γ* gibt die Grenze der Cuticularschicht an.

Daß trotz der angegebenen Schutzvorrichtungen in der mehr trockenen Jahreszeit ein Überschreiten der zulässigen Transpirationsgröße nahe liegt, darauf deutet das Vorhandensein eines gut entwickelten Wasserreservoirs hin. Dieses besteht an der Oberseite aus zwei scharf gegeneinander abgesetzten Schichten vollständig chlorophyllfreier Zellen. Die erste dieser Schichten ist zwei- bis dreimal so hoch als die Epidermis und besteht aus plattenförmigen, parallel zum Blattquerschnitt geschichteten Zellen, deren sämtliche, mit sehr zahlreichen, großen Poren versehene Wände gleich stark und noch etwas dicker sind, als die Außenwand der Epidermis. Die größte Ausdehnung dieser Zellen ist ihre Breite, die durchschnittlich das Dreifache der Höhe beträgt. Flächenschnitte lehren, daß diese derben, porösen Zellen nicht geschichtet sind, wie die Ziegelsteine in einer Mauer, deren Dicke gleich ist der Breite der genannten Steine. Erstlich liegen die Zellplatten in Reihen übereinander, so daß die Radialfugen parallel der Längsachse der Fieder gerichtete Reihen bilden. Doch stellen diese am Flächenschnitt keine Grade, sondern eine Zickzacklinie dar, indem die meistens keilförmig zugeschärften Zellplatten je zweier benachbarter Längsreihen ineinander greifen. Damit ist zum andern eine Reihenbildung winkelrecht zur Längsrichtung ausgeschlossen. Die zweite subepidermale, farblose Schicht ist der ersten kaum an Höhe gleich und besteht aus Zellen mit nur schwach verdickten, porenfreien Wänden. In der Länge überragen dieselben die beschriebenen dickwandigen Zellen, stehen diesen dagegen in der Breite nach und zwar derart, daß die Länge der in Rede stehenden Zellen durchschnittlich ihrer Breite gleichkommt. Viele dieser Zellen sind sogar isodiametrisch.

An der Unterseite befindet sich ein ähnliches subepidermales Gewebe, wie an der Oberseite. Die innersten, an das Mesophyll grenzenden, zu einer geraden Schicht geordneten Zellen haben mit den gleichliegenden der Oberseite gleichen Bau, nur sind sie durchschnittlich etwas kleiner als diese. Die übrigen Zellen besitzen mit den dickwandigen Zellen der Oberseite gleiche Wandstruktur, bilden aber weder eine einzige Schicht, noch deutlich gegeneinander abgesetzte Schichten, da Größe und Form der Zellen in hohem Grade wechseln. So liegen meistens zwei, an manchen Stellen jedoch drei Zellen übereinander, und in seltenen Fällen wird dieselbe Höhe von nur einer einzigen Zelle eingenommen. Flächenschnitte lehren, daß die größte Mehrzahl dieser Zellen quergestreckt ist. Auch in Form und Lagerung ähneln sie am Flächenschnitt denen der Oberseite, kommen diesen aber in beiden Beziehungen nicht gleich wegen des Vorhandenseins der bereits besprochenen zahlreichen, großen Spaltöffnungsapparate, die an der Oberseite fehlen.

Die eigentümlichen, Spaltöffnungen ähnlich sehenden Gebilde, die Bobisut (l. c. p. 9—10) eingehend beschreibt, habe auch ich beobachtet, und zwar an der Oberseite in relativ großer, an der Unterseite dagegen in sehr geringer Zahl. Wenn Bobisut bemerkt, „daß der Fiederspreite Trichombildungen gänzlich abgehen", so muß ich diese Behauptung meinen Befunden zufolge etwas einschränken. An der Blattunterseite fand ich nämlich ein über das Niveau der Epidermisaußenwand vorspringendes Gebilde (Fig. 21, h) mit getüpfelter Außenwand, das durch zwei lange, in ihrer Längsrichtung aufeinander folgende Zellen (l) mit der Parenchymscheide (p) eines Mestombündels (m) verbunden ist. Der ganze Bau läßt vermuten, daß es sich um eine Hydathode handelt. Das Vorhandensein vieler solcher wassersecernierender Organe würde zwar in der mehr trocknen Zeit unzweckmäßig sein, in der feuchten Jahreshälfte aber wohl mit den klimatischen Bedingungen in Einklang stehen. Es liegt nämlich die Möglichkeit nahe, daß in dieser Zeit wegen des reichlichen Bodenwassers und der nicht unbedeutenden Luftfeuchtigkeit die Zufuhr durch die Wurzel die Abgabe durch Transpiration zeitweise übersteigt und das überschüssige Wasser daher in flüssiger Form ausgeschieden werden muß.

Das Fehlen einer ausgesprochenen Trockenzeit ist auch am Mesophyll zum Ausdruck gekommen. Dieses zeigt nämlich einen hygrophilen Bau, indem in dem sehr lakunösen Schwammparenchym ein wohlentwickeltes Durchlüftungssystem geschaffen ist. Doch entspricht das Vorhandensein zweier Palisadenschichten wiederum der starken Insolation.

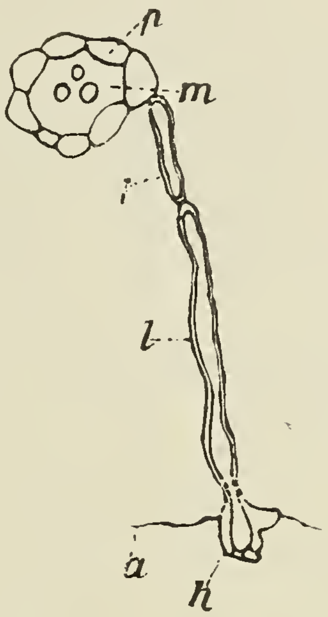


Fig. 21.

Nipa fruticans (Exemplar vom natürlichen Standort). — a Epidermisaussenwand der Blattunterseite. h Hydathode. m Mestombündel mit Parenchymscheide (p). l fast rechtwinklig zur Blattfläche stark gestreckte, derbwandige Zellen.

Die größten Mestombündel haben einen sehr schwachen, sichelförmigen Leptombelag und über dem Hadrom eine auch nur kleine, durchweg rundliche Gruppe von Bastzellen, die in sehr seltenen Fällen sich ein wenig der Sichelform nähert. Von dieser Bastgruppe aus erstrecken sich schmale, mit schwach verdickten, getüpfelten Wänden versehene, farblose Zellen bis zum normalen Wassergewebe. Dieselben sind durchweg reichlich so lang, als die Zellen der ersten Palisadenschicht, die hier also durch sie unter Beibehaltung der Form morphologisch vertreten werden. Ähnliche Elemente finden sich auch über dem mittleren Teile des sichelförmigen Leptombeleges, nur mit dem Unterschiede, daß sie hier nicht palisadenartig, sondern isodiametrisch sind, da eben der Leptombelag dem unterseitigen Wassergewebe weit näher liegt, als die über dem Hadrom befindliche Bastgruppe dem oberseitigen. Daß durch die eben beschriebenen Elemente das Wassergewebe „in kontinuirlichem Zusammenhang mit den wasserleitenden Wegen erhalten“ wird, wie Bobisut behauptet, erscheint mir mindestens unwahrscheinlich, da die betreffenden Zellen sich nie direkt an das Mestom oder die Parenchymscheide, sondern stets an die Bastbelege anschließen. Mittelgroße Bündel besitzen nur einen, auch nur schwachen Leptombelag, und die kleinen entbehren der Skelettelemente sogar vollständig.

Außer den Leitbündeln verlaufen im Mesophyll isolierte, von sehr zahlreichen Stegmata bedeckte, rundliche Baststränge, und zwar teils im Palisadengewebe, teils im Schwammparenchym, teils auf der Grenze beider Gewebearten. Die wenigen Queranastomosen sind sehr schwach. Der Rand der Fieder hat eine enorme Verstärkung erfahren, indem die stark verdickte Randpartie einen sehr kräftigen, mit zwei Zugängen versehenen, mehrere Mestombündel umschließenden Bastring führt, wie man ihn in der Fiedermittelrippe der meisten Fiederpalmen findet. Derselbe sichert die lange Fieder nicht nur gegen seitliches Einreißen, sondern verleiht ihr auch eine erhebliche Biegungsfestigkeit. Immerhin aber bleibt auch hier die Mittelrippe der Hauptträger. Der außergewöhnlichen Dicke derselben entspricht nämlich ganz die Weite des mechanischen Hohlzylinders, dessen Schutz realativ sehr zahlreiche Mestombündel genießen. Es sei noch erwähnt, daß sich im Gegensatz zum Fiederpalmentypus an denjenigen Teil des überaus weiten und sehr derbwandigen Hohlzylinders, der sich oberhalb der Zugänge befindet, von außen kleine Mestombündel lehnen, ihr Leptom mit dessem Belag nach außen wendend.

C. Zusammenfassung.

Die Resultate meiner Untersuchungen lehren, daß im allgemeinen die Blattanatomie der Ausdruck der Lebensbedingungen ist, unter denen die betreffende Palme vegetiert. *Sabal umbraculifera, Rhapis flabelliformis, Mauritia vinifera, Borassus flabelliformis, Thrinax Miraguana, Hyphaene thebaica, Cocos plumosa, Cocos coronata, Phoenix zeylanica* und *Jubaea spectabilis* haben an ihrem natürlichen Standort Trockenperioden von größerer oder geringerer Stärke und Dauer durchzumachen und besitzen dementsprechend einen mehr oder minder ausgiebigen Transpirationsschutz. Auch haben diese xerophil gebauten Palmen in ihren Assimilationsorganen ein besonderes, mehr oder minder starkes, subepidermales Skelett, das den rein hygrophilen Arten so gut wie vollständig fehlt. Offenbar ist die Stärke der an Orten mit Trockenperioden herrschenden Stürme und Niederschläge das Motiv, weshalb die Blätter der betreffenden Palmen eines kräftigen biegungsfesten, also peripherischen Skelettes bedürfen. Dieses fungiert in Verbindung mit der festgefügten Epidermis einmal als überaus biegungsfestes Trägersystem und zum andern, falls ein nahezu kontinuirlicher Bastmantel vorhanden ist, als Panzer gegen die zerstörende Wirkung der Niederschläge.

Sabal umbraculifera: Außenwand an Ober- und Unterseite sehr dick. Tiefer, mit körnigem Wachs angefüllter Krater über den an beiden Blattseiten befindlichen Stomata. Die Wände sämtlicher Zellen des zweischichtigen Hautgewebes bis auf eine das Lumen auskleidende Schicht cutinisiert. Sehr enges Durchlüftungssystem. Die subepidermalen Bastbalken namentlich an der Oberseite sehr hoch. Zahlreiche, sehr starke, fast nur aus Bast bestehende Queranastomosen. Bedeutende Randverstärkungen.

Rhapis flabelliformis: Die mäßig derben Wände der Epidermiszellen verkorkt. Unter der Epidermis eine einschichtige Bastlage, die an der Unterseite zwar große, an der Oberseite aber nur sehr kleine durch Wassergewebezellen ausgefüllte Unterbrechungsstellen zeigt. Die nur an der Unterseite befindlichen Stomata nicht eingesenkt. An der Unterseite der Lamina mehrzellige Haare. Zahlreiche, fast ausschließlich aus Bast bestehende Queranastomosen. Schwache Randverstärkung.

Mauritia vinifera: Außenwand der Oberseite recht derb, diejenige der Unterseite von mäßiger Stärke. Beide bis auf eine dünne Schicht cutinisiert und von einer homogenen Wachsschicht überzogen. Die nur an der Unterseite befindlichen Stomata ein wenig eingesenkt. Subepidermale Bastrippen namentlich an der Oberseite sehr stark und gedrängt stehend. Zwischen ihnen hohe Wassergewebezellen. Sehr zahlreiche starke Queranastomosen. Stark gefestigter Rand.

Borassus flabelliformis: Epidermiszellen mit mäßig derber Außenwand vollständig verkorkt. Die zu beiden Blattseiten befindlichen Stomata eingesenkt, und die so entstandenen Krater mit Wachs angefüllt. Hohes, einschichtiges, derbwandiges, poröses Wassergewebe. An Ober- und Unterseite zahlreiche, flach anliegende, mehrzellige Trichome. Interzellularen von nur mäßiger Weite. Das mäßig starke subepidermale Skelett an der Oberseite kräftiger als an der Unterseite. Zahlreiche, außergewöhnlich starke Queranastomosen. Randverstärkungen verhältnismäßig schwach.

Thrinax Miraguana: Nach Pfister an der Blattoberseite eine 12 μ starke Außenwand mit einem Wachsbelag und eine außergewöhnlich hohe, fast ununterbrochene subepidermale Bastlage; an der Unterseite weit schwächere Außenwand und keine Bastlage. Wassergewebe einschichtig und kleinzellig.

Hyphaene thebaica: Die mäßig derbe Außenwand, sowie Radial- und Querwände der Epidermiszellen bis auf eine dünne Schicht cutinisiert. Zweischichtiges Wassergewebe. Chlorophyllgewebe derbwandig. Interstitien nur von mäßiger Weite. Die zu beiden Seiten befindlichen Stomata nicht eingesenkt. Hohe schmale

I-Träger. Mächtige Randverstärkung. Die hier aus Sieb- und Gefäßteil bestehenden Queranastomosen nur spärlich und schwach.

Cocos plumosa und **Cocos coronata:** Die Außenwand, die an der Oberseite sehr dick, an der Unterseite aber weit schwächer ist, zeigt einen Wachsüberzug. Sämtliche Wände der Epidermiszellen bis auf eine äußerst dünne Schicht verkorkt. Aus sehr engen Gängen bestehendes Durchlüftungssystem. Die nur an der geschützten Unterseite der zurückgeschlagenen Fiedern befindlichen Stomata kaum merklich eingesenkt. Einschichtiges Wassergewebe. Subepidermale Bastrippen an der Oberseite stark, an der Unterseite sehr schwach. Randverstärkung und zahlreiche starke Queranastomosen vorhanden.

Phoenix zeylanica: Außenwand ziemlich derb. Epiderm-, sowie Hypodermzellen bis auf eine das Lumen auskleidende Schicht verkorkt. Die zu beiden Seiten befindlichen Stomata nicht eingesenkt. Durchlüftungssystem sehr eng. Namentlich an der Oberseite sehr starke, gedrängt stehende subepidermale Bastrippen. Wenige schwache Queranastomosen. Gut gefestigter Rand.

Jubaea spectabilis: Außenwand an der Oberseite sehr derb, an der Unterseite weit schwächer. Sämtliche Wände der Epidermiszellen fast vollständig verkorkt. Sehr enge Interstitien; Stomata aber nicht eingesenkt. Wassergewebe an der Unterseite einschichtig, an der Oberseite dreischichtig. Gedrängt stehende, enorm starke I-Träger. Zahlreiche starke Queranastomosen. Randverstärkungen fehlen.

Einen xerophilen Blattbau besitzen ferner *Sabal Adansonii, Sabal Palmetto* und *Rhapidophyllum Hystrix*. Sie bewohnen die südöstlichen Unionstaaten Nordamerikas und somit die Nordgrenze des Palmengebietes. Zwar kann hier von typischen Trockenperioden nicht die Rede sein; immerhin aber ist wegen des stark kontinentalen Klimas der ausgiebige Transpirationsschutz in den assimilierenden Organen dieser Palmen verständlich.

Sabal Adansonii und **Sabal Palmetto:** Dieselben Schutzeinrichtungen wie bei *Sabal umbraculifera* und zwar in nahezu gleicher Ausbildung. Skelett wohl schwächer, aber ähnliche Konstruktionsform.

Rhapidophyllum Hystrix: Außen-, Radial-, Quer- und zum Teil auch die Innenwände der Epidermiszellen fast vollständig verkorkt. Außenwand der Oberseite sehr viel dicker als diejenige der Unterseite und mit einer Wachsschicht bedeckt. Wassergewebe einschichtig. An der Unterseite Hautschuppen. Mesophyll ziemlich lakunös. Stomata so gut wie garnicht eingesenkt. Nur an der Oberseite hohe subepidermale Bastrippen. Randverstärkungen vorhanden. Queranastomosen spärlich und schwach.

Einen hygrophilen Blattbau besitzen im Einklange mit ihren klimatischen Standortsverhältnissen *Chrysalidocarpus lutescens, Arenga Wightii, Caryota urens, Pinanga Kuhlii* und *Martinezia Lindeniana.* Ihnen allen fehlt ein besonderes, subepidermales Skelett (vgl. p. 150).

Die relativ schwachen Bastschienen der Mestombündel erreichen so gut wie nirgends das Hautgewebe.

Chrysalidocarpus lutescens: Schwache Außenwand mit dünner Cuticula. Durchlüftungssystem sehr geräumig. Die nur an der Unterseite befindlichen Stomata nicht eingesenkt. Wassergewebe einschichtig. Erhebliche Randverstärkung. Wenige schwache Queranastomosen.

Arenga Wightii: Die sehr schwache Außenwand der Unterseite und die etwas stärkere der Oberseite mit dünner Cuticula. Sehr lakunöses Schwammparenchym. An der Unterseite nicht eingesenkte Stomata und ein filzartiger Überzug, der wahrscheinlich aus den vorhandenen Emergenzen gebildet wird. Wassergewebe einschichtig. Bedeutende Randverstärkung. Schwache Queranastomosen in geringer Anzahl.

Caryota urens: Mäßig dicke Außenwand mit dünner Cuticula. Sehr geräumiges Durchlüftungssystem. Die fast nur an der Unterseite befindlichen Stomata nicht eingesenkt. Einschichtiges Wassergewebe. Queranastomosen sehr spärlich und schwach. Keine Randverstärkung.

Pinanga Kuhlii: Schwache Außenwand mit sehr dünner Cuticula. Mesophyll sehr lakunös. Die auf die Unterseite beschränkten Stomata nicht eingesenkt. Wassergewebe fehlt. An Ober- und Unterseite Trichome, die sehr wahrscheinlich als Hydathoden anzusprechen sind. Queranastomosen sehr spärlich und außerordentlich schwach. Randverstärkungen vorhanden.

Martinezia Lindeniana: Relativ schwache Außenwand mit dünner Cuticula. Geräumiges Durchlüftungssystem. Die nur an der Unterseite befindlichen Stomata ohne nennenswerte äußere Atemhöhle. Hohes einschichtiges Wassergewebe unter der gleichfalls hochzelligen Epidermis. Zugfester Bau. Keine besondere Festigung gegen scherende Kräfte.

Die übrigen vier untersuchten Palmen nehmen eine Zwischenstellung ein zwischen den rein xerophil und typisch hygrophil gebauten. An *Sabal Adonsonii, Sabal Palmetto* und *Rhapidophyllum Hystrix* schließt sich

Trachycarpus Khasyana am engsten an. Auch ihr Wohngebiet liegt schon etwas nördlich der heißen Zone und erreicht in den Khasya hills eine Höhe von 4000′. Trotz des Fehlens von Trockenperioden bedürfen aber ihre assimilierenden Organe eines nicht geringen Transpirationsschutzes, und zwar wegen der starken Insolation. Die Außenwand, die zwar nur dünn ist, sowie die Radial-, Quer- und zum Teil auch die Innenwände sind, bis auf eine sehr dünne Schicht, verkorkt. Die einschichtige subepidermale Bastlage der Oberseite mit ihren kleinen Vorsprüngen hat nur kleine Unterbrechungsstellen, die von ein bis zwei kleinen Wassergewebezellen ausgefüllt werden. Die kleinen Bastrippen der Unterseite lassen Raum für eine weit größere Anzahl Wassergewebezellen und für die Stomata. Diese sind nicht eingesenkt. Mesophyll ziemlich lakunös. Starke Queranastomosen in geringer Anzahl.

Trithrinax brasiliensis. Die Heimat dieser Palme ist zwar ein immerfeuchtes Tropengebiet; aber ihre Blattflächen sind der direkten Insolation ausgesetzt und bedürfen daher eines gewissen Schutzes: Außenwand zwar nur von mäßiger Dicke, aber fast ganz cutinisiert. Einschichtiges Wassergewebe. Unter diesem an der Oberseite zahlreiche, sehr starke Baststränge, an der Unterseite jedoch nur kleine Bastgruppen und zwar noch dazu in größeren Abständen. Stomata ohne äußere Atemhöhle. Mesophyll sehr lakunös. Mäßige Anzahl Queranastomosen von mittlerer Stärke.

Nipa fruticans hat weder Trockenperioden durchzumachen, noch mangelt es ihr an reichlichem Bodenwasser. Sie wurzelt vielmehr meist direkt im Meerwasser. Da die Wasseraufnahme wegen des Salzgehaltes erschwert wird, und andererseits auch die Blätter, namentlich zur Mittagszeit, einer starken Insolation durch die tropische Sonne ausgesetzt sind, so wird man begreiflich finden, daß diese Palme einen verhältnismäßig ausgiebigen Transpirationsschutz besitzt: Die Wände der kleinzelligen Epidermis sind zwar nur schwach, aber so gut wie vollständig verkorkt. Außenwand mit einer Wachskruste bedeckt. Die nur an der Unterseite befindlichen Stomata sind geschützt sowohl durch ihre Einsenkung, als auch durch ihren seltsamen Bau. Wassergewebe an der Oberseite zweischichtig, an der Unterseite zwei- bis dreischichtig. Mesophyll sehr lakunös. Ein besonderes subepidermales Skelett nicht vorhanden. Wenige, sehr schwache Queranastomosen. Enorme Randverstärkung.

Wallichia densiflora bewohnt ein Gebiet mit Trockenperioden. Da sie aber eine Schattenpalme ist, so bedürfen und besitzen daher auch ihre Blätter einen nur mäßigen Transpirationsschutz: Außenwand mit mäßig starker Cuticula, namentlich an der Oberseite recht dick. Krater über den nur an der Unterseite befindlichen Stomata. An Unterseite ähnliche Emergenzen und ein ähnlicher filzartiger Überzug wie bei *Arenga Wightii.* Wassergewebe einschichtig. Mesophyll mit hygrophilem Charakter. Nur sehr wenige durchgehende I-Träger. Queranastomosen sehr selten und ohne Bastscheide. Enorme Randverstärkung.

Das Wassergewebe, das unter den von mir untersuchten Palmen nur bei *Pinanga Kuhlii* gänzlich fehlt, ist kein xerophytisches Merkmal. Es findet sich nämlich nicht nur bei xerophilen, sondern auch bei hygrophilen Palmen. Außerdem vermag es täglich nur kurze Zeit, also periodisch, Dienste zu leisten, während die Funktion eines xerophytischen Merkmals zeitlich unbegrenzt ist. Bobisut sagt l. c. p. 32: „Auffallend ist es, daß bei den speziellen Anpassungen an erhöhten Transpirationsschutz das Wassergewebe so gut wie keine Rolle spielt. Das Wassergewebe von *Cocos nucifera* (Xerophyt) ist nicht viel mächtiger entwickelt als das von *Elaeis guineensis* (Hygrophyt); und *Chamaerops humilis* (Xerophyt) besitzt gar nur ein einschichtiges, kleinzelliges Wassergewebe. Diese Erscheinung spricht wohl dafür, daß die anderweitigen Schutzmittel gegen übermäßige Transpiration so vortrefflich funktionieren, daß das Wassergewebe in der Ausbildung, in welcher es sich schon an hygrophilen Palmenblättern vorfindet, nicht abgeändert zu werden braucht, um seiner Aufgabe als lokaler Wasserspeicher zu genügen." Wenn ich mich im allgemeinen diesen Worten anschließe, so möchte ich doch auf den Inhalt des letzten Satzes noch etwas näher eingehen.

Daß die „anderweitigen Schutzmittel" an sich gut funktionieren, erscheint mir ziemlich selbstverständlich. Wie sehr sie aber bei den einzelnen Palmen die Transpiration herabsetzen, hängt vielmehr von der Anzahl dieser Schutzeinrichtungen und von dem Grad ihrer Ausbildung ab. Die Stärke dieses Transpirationsschutzes entspricht nun weder bei den Xerophyten, noch bei den meisten Hygrophyten den wenigen Stunden stärkster Transpiration, sondern beide besitzen einen geringeren Schutz; denn andernfalls würde ja bei beiden ein Wassergewebe überhaupt überflüssig sein. Übersteigt nun bei irgend einer Palme bei dem vorhandenen Transpirationsschutz und den betreffenden Standortverhältnissen die Transpiration in den heißesten Tagesstunden das zulässige Maß nur wenig, so ist ein nur kleines Wasserreservoir erforderlich; wird dagegen das zulässige Maß weit überschritten, so muß das Wassergewebe eben voluminöser sein. Daß beides nicht nur bei Hygrophyten, sondern auch bei Xerophyten vorkommen kann und offenbar auch tatsächlich vorkommt, bedarf wohl keiner weiteren Erörterung. Daher ist es denn auch erklärlich, daß nach den Befunden das Wassergewebe bei xerophil und hygrophil gebauten Palmen schwankend entwickelt, bald bei den einen, bald bei den andern mehr oder weniger gut ausgebildet ist.

Da ich im allgemeinen Teil nicht speziell auf die Anordnung und Lage der rein mechanischen Elemente eingegangen bin, so muß ich hier dem Skelettsystem noch eine besondere Betrachtung widmen.

Unter den untersuchten Palmen besitzt allein *Martinezia Lindeniana* Blätter mit herabhängenden Fiedern. Diese sind dementsprechend zugfest gebaut, indem in der Mitte des Mesophylls sehr zahlreiche, gewaltige Baststränge verlaufen und die Belege der Mestombündel nur lokale Bedeutung haben. Alle anderen untersuchten Arten haben mehr wagerecht gestellte oder höchstens etwas überhängende Blattspreiten. Diese sind demgemäß biegungsfest gebaut. Die mechanischen Elemente liegen mehr peripherisch, nähern sich der oberen und unteren Epidermis. In ihrer Anordnung herrscht große Mannigfaltigkeit. Nach ihrem Blattgerüst kann man die bisher untersuchten Palmen mit biegungsfest gebauten Blättern in drei Gruppen einteilen, solche mit inneren, gemischten und subepidermalen Trägern.

Innere Träger.	Gemischte Träger.	Subepidermale Träger.
Chrysalidocarpus lutescens	*Rhapidophyllum Hystrix*	*Sabal umbraculifera*
Arenga Wightii	*Mauritia vinifera*	„ *Adansonii*
Wallichia densiflora		„ *Palmetto*
Caryota urens		*Rhapis flabelliformis*
Pinanga Kuhlii		*Borassus* „
Nipa fruticans		*Thrinax Miraguana*
		Trachycarpus Khasyana
		Trithrinax brasiliensis
		Hyphaene thebaica
		Cocos plumosa
		„ *coronata*
		Phoenix zeylanica
		Jubaea spectabilis

Bei dieser Einteilung sind natürlich diejenigen Bündelbelege, die nur lokale Bedeutung haben, außer acht gelassen.

Wo die Skelettscheiden der Mestombündel stark sind und vom Hautgewebe mehr oder weniger weit entfernt bleiben, da spricht man von inneren Trägern. Wo außer diesen noch ein subepidermales Skelett, sei es in Form isolierter Balken oder in Form von Belegen großer Mestombündel, vorhanden ist, da redet man von gemischten Trägern. Wie man sich nun die subepidermalen Träger zu denken hat, ist wohl ohne weiteres ersichtlich. Entweder fehlen vom Hautgewebe durch Parenchym getrennte Bündelscheiden vollständig, oder sie sind so schwach, daß sie unberücksichtigt bleiben können. Es ist hiernach ersichtlich, daß in gewissen Fällen schwer zu entscheiden ist, ob ein gemischtes oder subepidermales Trägersystem vorliegt.

Es ist von Schwendener (l. c. p. 82) und ursprünglich auch von Haberlandt (l. c. p. 121, Aufl. I) hervorgehoben, daß innere Träger, von rein mechanischen Gesichtspunkten aus betrachtet, eine irrationelle Konstruktionsform seien. Stahl (l. c. p. 172) und hernach auch Haberlandt (l. c. p. 159, Aufl. II; p. 166, Aufl. III) haben sich jedoch bemüht, die inneren Träger in den Palmenblättern als eine durchaus zweckmäßige Einrichtung erscheinen zu lassen und zwar mit dem Hinweis auf den Umstand, daß die vom Sturm gepeitschten Blätter einer erheblichen Biegsamkeit bedürfen. So einfach aber erscheint mir die Sache denn doch nicht. Wohl erlangen die Blätter durch das Nachinnenrücken der Bastelemente eine größere Biegsamkeit. Daß dies aber der Zweck dieser Einrichtung ist, halte ich für sehr fraglich und gesucht, zumal eine Blattfläche schon wegen ihrer geringen Dicke trotz der Gegenwart eines kräftigen, subepidermalen Skelettes die „nötige[1]) Biegungsfähigkeit“ besitzen dürfte. Gegenüber Haberlandt's Behauptung (l. c. p. 166, Aufl. III) sind meines Erachtens die Blätter in ganz demselben Sinne biegungsfest gebaut, wie der Stamm. Daß die Blätter biegsamer sind, als der Stamm, ist allein die notwendige Folge ihrer geringen Dicke. Sie erfahren nämlich bei gleichem Dehnungsgrad der peripherisch gelegenen Bastfasern eine viel stärkere Krümmung, als der Stamm. Kurz: Die Blattorgane sind in demselben Sinne biegungsfest konstruiert, wie der Stamm. Die Blätter sind biegsam, weil ihre Dicke und somit die Trägerhöhe nur gering ist. Der Stamm ist relativ starr, weil er nicht nur enorme Bastmassen, sondern vor allen Dingen auch einen großen Durchmesser besitzt und damit eine entsprechend große Trägerhöhe.

---

[1]) Übrigens ist die so viel gepriesene Biegsamkeit der Blätter nach meinem Dafürhalten keineswegs aus mechanischen Rücksichten notwendig; wenigstens hat einen überzeugenden Beweis dafür bisher niemand erbracht. Ganz abgesehen von dem Umstand, daß ein großer Teil der Blattfläche mancher Fächerpalmen sich unter dem Einflusse des Windes relativ starr erweist, ist die bei den Blättern vieler anderer Palmen nun wirklich vorhandene Biegsamkeit lediglich eine Folge ihrer nur aus physiologischen Gründen geforderten geringen Dicke und ihrer flachen Ausbreitung.

Bezüglich der inneren Träger, also der Konzentration der mechanischen Elemente nach der Mitte des Blattquerschnittes, bin ich nun folgender Ansicht: Für Blätter, die nur innere Träger besitzen, genügt eben rücksichtlich der Standortsverhältnisse ein derartiges, weniger biegungsfestes und zugleich den Mestombündeln zum Schutz dienendes Skelett. Blätter, die stärker auf Biegung beansprucht werden und daher eines kräftigeren Skelettes bedürfen, haben ein subepidermales oder gemischtes[1]) Trägersystem.

Die subepidermalen Bastrippen in den Blättern vieler Palmen stehen einander nicht genau opponiert. Haberlandt (l. c. p. 159, Aufl. II; p. 166, Aufl. III) sieht hierin wiederum nur deshalb eine rationelle Konstruktionsform, weil nach seiner Meinung die „notwendige Biegsamkeit“ der Blätter hierdurch erhöht werde. In anderem Falle wäre also nach ihm die betreffende Konstruktionsform irrationell. Dem kann ich ebenfalls nicht zustimmen und zwar aus demselben Grunde wie oben. Die geringe Dicke der Blätter bürgt schon ohnehin für eine erhebliche Biegungsfähigkeit. Auch vom rein mechanischen Standpunkte aus brauchen die Gurtungen nicht direkt einander gegenüber zu stehen, wenn nur durch das übrige Gewebe für die nötige Festigkeit zur Erhaltung der Querschnittform gesorgt ist. Wir haben dann in diesen Blättern eben sogenannte kombinierte Träger.

Erwähnen möchte ich noch, daß bei denselben äußeren Umständen bezüglich der Biegungsfestigkeit auf die Breite des Blattes garnichts ankommt; denn mit der Breite wächst in demselben Verhältnis auch die Anzahl der Träger. Wäre in der Blattfläche nur ein einziger Träger vorhanden, so wäre dessen Stärke natürlich neben der Länge noch von der Breite der dem Winde zum Angriff gebotenen Blattfläche abhängig. Nach der Größe der Blattfläche, unter Mitberücksichtigung der am Standort herrschenden Winde, muß sich auch die Stärke des Petiolus richten. Dasselbe gilt vom Stamm, dem Träger sämtlicher Blätter. Die gewaltige Kraft, mit der die Krone mancher Palmen vom Sturm erfaßt wird, erfordert den starken, bei ruhigem Wetter starr erscheinenden und einen schlanken Träger von gleichem Widerstande darstellenden Stamm.

---

[1]) Bei dem gemischten Trägersystem kommen die inneren Träger im Vergleich zum peripherischen Gerüst meistens kaum in Betracht.

der sich unter dem Einflusse des Sturmes aber als sehr biegsame Säule erweist.

Es ist schon von Haberlandt (l. c. p. 121 u. 122, Aufl. I) und Stahl (l. c. p. 173) erwähnt, daß das peripherische Skelett an der Oberseite der Blätter der meisten Palmen stärker ist, als an deren Unterseite. Die Frage nach dem Zweck dieser anscheinend so irrationellen Konstruktionsform harrt noch heute ihrer Lösung. Doch möchte ich darauf hinweisen, daß die Blattoberseite doch ohne Zweifel den Unbilden der Witterung am meisten preisgegeben ist. Sollte sie nicht einer derberen Ausbildung als die Unterseite bedürfen, da sie sowohl dem starken Regengusse, als auch dem direkten Übergang zu einer starken Insolation unmittelbar ausgesetzt ist.

Endlich möchte ich noch einer Erscheinung gedenken, die ganz im Dienste des mechanischen Prinzips steht. Bei denjenigen Fächerblättern, bei denen die Spreite an der Basis stark gefaltet bleibt, rücken die Skelettstränge hier von der Peripherie mehr oder weniger weit ins Innere des Mesophylls. Ihre periphere Lage ist nicht so unbedingt nötig, da die Trägerebene am genannten Ort nicht rechtwinklig zur Faltenlamelle zu stehen, sondern mit dieser mehr oder weniger parallel zu laufen hat.

Literatur-Verzeichnis.

1. Bargagli Petrucci, G., Ricerche anatomiche sopra Chamaerops humilis, la Phoenix dactylifera ed i loro pretesi ibridi. (Malp. XIV.)
2. Bobisut, O., Zur Anatomie einiger Palmenblätter. (Sitz.-Ber. der Kaiserl. Akademie d. Wissenschaften in Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. CXIII. Abt. I. 1904.)
3. Deinega, V., Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbündel. (Flora. Bd. 85. 1898.)
4. Drude, O., I. Palmae. (Engler, A. und Prantl, K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1889.)
5. —, II. Die geographische Verbreitung der Palmen. (Petermanns geographische Mitteilung. 1878.)
6. Eberwein, R., Zur Anatomie des Blattes von *Borassus flabelliformis*. (Sitz.-Ber. d. Kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien. Bd. CXII. 1903.)
7. Eichler, A. W., Zur Entwickelungsgeschichte der Palmenblätter. (Abhandlung. d. Königl. Akademie d. Wissenschaften zu Berlin. 1885.)
8. Grisebach, A., Die Vegetation der Erde. 1872.
9. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. I., II. u. III. Aufl.
10. Kohl, F. G., Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg 1889.
11. La Floresta, P., Sul meccanismo della caduta delle foglie nelle Palme. (Contribuzioni alla Biologia vegetale. Palermo 1904.)
12. Licopoli, G., Ricerche anatomiche e microchimiche sulla Chamaerops humilis L. ed altre palme. (Atti dell' Accad. di Sc. Fis. e Mat. di Napoli. Vol. IX. Napoli 1881.) Vgl. dazu das Referat von E. Loew (Bot. Jahresber. 1881. Bd. I. p. 439).

13. Martius, v., Die geographisch. Verhältnisse d. Palmen mit besonderer Berücksichtigung d. Hauptflorenreiche. (Münchener gel. Anzeigen. VI. [1838].)

14. Mettenius, G., Abh. d. math.-phys. Klasse d. Königl. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. VII. No. II. 1864.

15. Mohl, H., De Palmarum structura. MDCCCXXXI.

16. Naumann, A., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Palmenblätter. (Flora. Bd. 70. 1887.)

17. Pfister, Rud., Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Sabaleen-Blätter. (Inaug.-Diss.) Zürich 1892.

18. Rosanoff, S., Über Kieselsäure-Ablagerungen in einigen Pflanzen. (Bot. Ztg. 1871. No. 44 und 45.)

19. Schwendener, S., Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monocotylen. 1874.

20. Seemann, Berthold, Die Palmen. 1863.

21. Solla, R. F., Sui cristalli di silice in serie perifasciali nelle palme. Nota preliminare. (Nuovo Giorn. bot. ital. Vol. XVI. 1884.) Vgl. dazu d. Referat von C. Müller (Bot. Jahresber. 1884. Bd. I. p. 288).

22. Stahl, E., Regenfall und Blattgestalt. (Annales du Jardin bot. de Buitenzorg. Vol. XI. 1893.)

23. Treub, M., Observations sur le sclérenchyme. Bd. V. Amsterdam 1877.

24. Wendland, H., Die habituellen Merkmale der Palmen mit fächerförmigem Blatt, der sogen. Sabalartigen Palmen. (Bot. Ztg. Bd. 37. 1879.)

25. Wiesner, G., Die Rohstoffe des Pflanzenreichs. Bd. II, Abschnitt: Fasern. Leipzig 1903.

26. Zawada, K., Das anatomische Verhalten der Palmenblätter zu dem System dieser Familie. (Inaug.-Diss.) Erlangen 1890.

Korkhäute an morphologischen und physiologischen Blättern.

Von

Leonhard Lindinger.

Mit Tafel VI.

Das Auftreten von Korkhäuten an mehrjährigen Sprossen und Wurzeln ist so allgemein, daß Kork als Normalbestandteil der genannten Pflanzenorgane angesehen werden muß; die Bildung einer Korkhaut an oft langlebigen Blättern gehört zu den Ausnahmefällen, wenn von Wundkork abgesehen wird. Die wichtigsten bezüglichen Literaturangaben sind folgende:

Gymnospermen: Areschoug (Om den inre byggnaden i de trädartade växternes Knoppfjall. Lunds Univ. Arsskrift VII, 1870), De Bary (Vergl. Anat. Vegetationsorg. 1877, p. 115) und Čelakovský (Die Berindung des Stengels durch die Blattbasen. Flora, Bd. 90, 1902, p. 446) erwähnen die Korkbildung am Nadelgrund von *Picea excelsa*.

Dikotylen: (Hanstein [Bot. Zeitung 1868, p. 721] und De Bary [l. c.] nennen als korkbildend die Schuppen von *Aesculus Hippocastanum*, *Carpinus*, *Corylus* und *Populus*.) Solereder (Syst. Anat. Dikotyl. 1899, p. 953) erwähnt *Fabiana*, Göbel (Pflanzenbiol. Schilderungen I, 1889, p. 58) beschreibt die Verkorkung der Blattbasen von *Euphorbia bupleurifolia*.[1])

Monokotylen: Bachmann (Über Korkwucherungen auf Blättern. Pringsh. Jahrb. XII, 1879—81) nennt *Anthurium Scherzerianum* und *Anthurium longifolium*.

---

[1]) Die Korkhäute, welche die dickfleischigen Blätter von Krassulazeen, vornehmlich *Cotyledon (Echereria) gibbiflora*, *Crassula arborescens* und *C. lactea*, mitunter in beträchtlicher Ausdehnung bedecken, scheinen mir im Anschluß an Wundkork zu entstehen, vielleicht auch durch den Reiz, den in der Vertiefung der konkaven Blattoberseite angesammeltes Wasser auf das Blatt ausübt. Andere Verkorkungserscheinungen werden an den Blättern von *Crassula*-Arten beobachtet, wenn die Pflanzen im Winter längere Zeit trockener Wärme ausgesetzt sind. Alle diese Korkbildungen treten im normalen Entwicklungsgang der genannten Pflanzen nicht auf.

Nun treten an den Blättern einiger Monokotylen und an den Scheinblättern einiger Dikotylen regelmäßig Verkorkungen des Blattgrundes auf, die sich am ehesten mit den entsprechenden Bildungen bei *Euphorbia bupleurifolia* und *Picea excelsa* vergleichen lassen. Zunächst sei

Dracaena Draco

genannt. Die braune Färbung, welche dem Stamm dieser Pflanze durch den Korkmantel verliehen wird, scheint sich weit in die Krone, bis in die Nähe des jüngsten Blattschubs, zu erstrecken (man vergleiche Abbildung 1). Da aber die Blätter dicht aneinander schließen, Internodien infolgedessen nicht sichtbar werden, kann die Färbung nicht von einer dem Stamm zugehörigen Korkschicht herrühren. In der Tat sind es die Blattbasen, welche eine braune Färbung aufweisen.

Der gefärbte Blattgrund setzt sich scharf von der grünen eigentlichen Spreite ab (Abb. 2). Die von rotem Saum umgebene braune Zone — sie ist an wildwachsenden wie an kultivierten Pflanzen vorhanden — dringt unregelmäßig in den grünen Blatt-Teil vor, auf der Oberseite weiter als auf der unteren. An drei Blättern von den Kanaren[1]) fand ich folgende Maße: Auf der Oberseite war die gefärbte Zone auf etwa 45, an der Unterseite auf 35 mm Länge vorhanden. Messungen an Pflanzen des botanischen Gartens zu Hamburg ergaben ein ähnliches Maßverhältnis, im Durchschnitt für die Oberseite 30, für die Unterseite 20 mm, also weniger denn bei den kanarischen Blättern, obwohl die Blätter der Hamburger Pflanzen länger und an der Basis bedeutend breiter sind. Exemplare der botanischen Gärten in Erlangen und Berlin und der Erlanger Stadtgärtnerei verhalten sich ähnlich denen von Hamburg.

Die Färbung tritt sehr bald auf, etwa im zweiten Lebensjahr des Blattes. Sie ist anfangs undeutlich, dann zeigt sie sich grau, endlich braun. Der gefärbte Teil hebt sich etwas über die grüne Blattfläche empor.

Ursache der Färbung ist eine zusammenhängende Korkhaut (Abb. 3). Die mikroskopische Untersuchung ergab, daß die Korkbildung in der Grundgewebeschicht anhebt, welche auf die Epidermis folgt, und später auf die nächstinnere Zellschicht übergreift. Das zuerst entstandene Korkkambium bleibt also, wenigstens auf der Blattunterseite, nicht dauernd tätig, sondern es erinnert das Verhalten der korkerzeugenden Schichten an das von Schoute festgestellte Etagenmeristem in jüngeren Drazänenstämmen (Über Zellteilungsvorgänge im Cambium. Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam [2. sectie], IX, No. 4, 1902). Auf der Blattoberseite, auf der die Korkhaut im Vergleich zu derjenigen der Unterseite bedeutend dünner bleibt, ist das aus der ersten Grundgewebezellschicht hervorgegangene Korkkambium häufig während der ganzen Lebensdauer des Blattes in Tätigkeit.

---

[1]) Im Herbarium des botanischen Museums zu Hamburg; mit dem Vermerk: „Aus dem Garten des Bischofs von Laguna auf Teneriffa. leg. Lehfeldt“.

Wie bereits gesagt, ist die Korkhaut der Blattunterseite dicker, die Verkorkung greift hier weiter ins Blattinnere und trennt auch Gefäß- und Sklerenchymbündel vom lebenden Blatt-Teil ab. Stellenweise finden sich inmitten des aus Teilungen hervorgegangenen Korkgewebes Parenchympartien vor, die ohne vorherige Teilungen direkt verkorkt sind (vergl. Schoute, l. c.). Ich stehe nicht an, den Vorgang als Borkenbildung zu bezeichnen.

Häufig bemerkt man in den Korkzellen rote Kügelchen. Die Zellen lassen zwei Verdickungsschichten erkennen; die Mittel- und die Tertiärlamelle zeigen Zellulose-, die Sekundärlamelle Korkreaktion.

Die Korkhaut weist gegen das Basalende des Blattes Falten auf, ist aber durchaus zusammenhängend. Risse sind nicht zu finden, der Zusammenhang der Epidermiszellen ist nicht gestört. Es handelt sich also nicht um Wundkork oder um eine im Anschluß an solchen stattfindende Korkbildung.

Dracaena cinnabarina,

von der ich Exemplare im botanischen Garten zu Berlin besichtigen konnte, verhält sich völlig gleich. Sie ist ja auch der *Dracaena Draco* nahe verwandt, wenn nicht identisch mit ihr.

Ganz ähnlich verhält sich

Agave Victoriae-reginae.

Wie Abbildung 4 zeigt, lassen sich am Blatt dieser Pflanze drei Regionen unterscheiden (vom Enddorn oder besser von den Enddornen soll hier abgesehen werden): ein in der Abbildung mit gr bezeichneter grüner Teil — die eigentliche physiologische Spreite —, ein durch ein Korkgewebe graubraun gefärbter Teil k und der Blattgrund s. Zum Unterschied von *Dracaena Draco* und *D. cinnabarina* ist es also nicht der morphologische Blattgrund, der zur Korkbildung schreitet, sondern ein anderer Teil des Blattes. Wie wir später sehen werden, ist das durch die Wachstumsweise und den Blattansatz an den Stamm der *Agave* bedingt.

Außer verschiedenen Blättern von Pflanzen deutscher Kulturen konnte ich einige Blätter von mexikanischen Originalpflanzen untersuchen. Letzteren entnahm ich folgende Maße: Blattlänge 170—190 mm; davon fallen auf den grünen Spreitenteil 95—115 mm, auf die verkorkte Zone 30—35 mm auf der Oberseite, und bis 40 mm auf der Unterseite, auf den weißen glänzenden Blattgrund im Durchschnitt 35 mm; Enddorn 10 mm. Größte Breite: grüngefärbter Teil 33 mm, brauner Teil 45—50 mm, Grund 70—75 mm. Dazu seien die Maße eines Blattes von einer kultivierten Pflanze angegeben: Länge 140 mm, davon grüner Teil 90 mm, brauner Teil 20 mm, Blattgrund 25 mm, Enddorn 5 mm. Breite: grüner Teil bis 40 mm, Korkzone bis 45 mm, Blattgrund bis 65 mm. Stets sind die Grenzen der braunen Zone auf der Blattoberseite etwas gegen die der Unterseite verschoben, sodaß sie nicht zusammenfallen; die Längenausdehnung auf der Oberseite ist fast etwas geringer als die auf der unteren. Die braungefärbte Zone dringt unregelmäßig in die andersfarbigen Teile vor und ist gegen den Blattgrund von einem breiten roten Saum umgeben (bei *Dracaena Draco* gegen den grünen Blattteil).

Der mikroskopische Befund war folgender: Die Epidermiszellen schließen lückenlos aneinander, ihr Lumen ist zu zwei Dritteln seiner Höhe durch kegelförmige, ineinander steckende Verdickungsschichten ausgefüllt. Der innere, d. h. nach dem Grundgewebe zu liegende Teil bleibt frei. Die Innenwand der Zellen ist verkorkt. In dem grünen Blatt-Teil folgt auf die Epidermis ein mehrschichtiges Assimilationsgewebe, dessen chlorophyllführenden Zellen höher als breit sind, im Querschnitt gesehen rechteckig erscheinen und senkrechte Reihen bilden. Nach innen geht das Gewebe allmählich in ein Schwammparenchym über. An der Grenze beider sind Gefäßbündel mit mächtigem äußeren Sklerenchymbelag eingestreut. Gegen den Blattgrund, auch unter der braunen Zone, verliert sich die regelmäßige Struktur des Pallisadenparenchyms, die Reihen werden undeutlich, die Zellen erscheinen gerundet. Innerhalb der später braungefärbten Zone hat sich die erste Grundgewebeschicht in ein Korkkambium umgewandelt, das nach einiger Zeit erlischt, worauf die nächste Schicht in Teilung eintritt. Wenn in höherem Alter alle Parenchymzellen außerhalb des Sklerenchymbandes — die Sklerenchymbeläge der Gefäßbündel, welche der Ober- und Unterseite des Blattes genähert sind, verschmelzen im basalen Blattteil zu kontinuierlichen, der Epidermis parallelen Bändern (Abb. 5 s.) — verbraucht sind, wird die Korkbildung von den Schichten innerhalb des Bandes fortgesetzt.

Leuchtenbergia principis.

Die langen dreikantigen Blätter[1]) der eigentümlichen Kaktee haben in ihrer Form eine gewisse Ähnlichkeit mit denen der *Agave Victoriae-reginae*, eine Ähnlichkeit, welche durch einige anatomische Merkmale noch größer wird. Interessant war es für mich, als ich an den Warzen mehrerer aus Mexiko importierter Exemplare den Grund in ähnlicher Weise von einer Korkhaut bedeckt fand, wie bei der genannten Amaryllidee. Querschnitte durch die entsprechende Zone zeigten nachstehend geschilderte Struktur.

Auf die unversehrte Epidermis, deren Zellen eine stark verdickte Außenwand und ansehnliche, im Querschnitt nach innen auskeilende Seitenwände besitzen und das Lumen von einer dunkelbraunen Masse ausgefüllt zeigen, folgt eine vielschichtige Korkhaut, welche in älteren Warzen Absätze erkennen läßt, die wohl je einer Vegetationsperiode entsprechen. Die Kambiumschicht, die nach innen keine Zellen abgibt, besitzt kollenchymatische Innen- und Seitenwandverdickungen und stößt an das bekannte mehrschichtige Kollenchymgewebe der Kakteen. Die Zellen dieses Gewebes sowie die einiger Schichten des darauffolgenden Assimilationsparenchyms sind von kugeligen Kristallmassen aus Kalziumoxalat ausgefüllt. Das Kollenchymgewebe, dessen Zellen undeutliche vertikale Reihen bilden, geht allmählich über in das vielschichtige Assimilationsgewebe, dessen Zellen in streng senkrechten Reihen stehen. Die Zellen sind im Querschnitt anfangs rechteckig[1]) mit wenig längeren Seitenwänden, die stärkere Wellung aufweisen als die entsprechenden Zellen im grünen Spreitenteil von *Agave Victoriae-reginae.* In der Nähe der Kollenchymschicht findet eine Erneuerung des Assimilationsparenchyms durch tangentiale Zellteilungen statt, die älteren Zellen rücken dadurch nach innen, runden sich ab und dehnen sich in die Breite; die inneren Schichten werden sukzessive zusammengedrückt, wodurch die Anordnung in Reihen undeutlich wird; die innersten sind völlig zerdrückt (Abb. 6).

---

[1]) „Blätter“ im physiologischen Sinn.

Das Korkkambium entsteht aus der auf die Epidermis folgenden Schicht,[2]) die wohl zum Kollenchymgewebe gehört; bei anderen Kakteen wenigstens folgt das kollenchymatische Gewebe direkt auf die Epidermis.

Fassen wir nun das Gemeinsame in der Bildung der Korkhaut auf den „Blättern" der genannten Pflanzen zusammen.

1. Das Korkkambium geht aus der Grundgewebeschicht hervor, welche auf die Epidermis folgt.
2. Die Epidermiszellen bleiben im Zusammenhang.
3. Die Korkhäute treten nur am Blattgrund auf.
4. Sie finden sich gleicherweise an den Blättern wildwachsender wie kultivierter Individuen und sind
5. an allen Individuen der Art vorhanden.
6. Die in Betracht kommenden Pflanzen sind Sukkulenten.[3])

Die Tatsachen, daß die Korkhäute auftreten, ohne daß eine Verletzung der Epidermis festzustellen ist, daß die für Blätter ungewöhnliche Bildung an jeder gesunden Pflanze der betreffenden Arten unter allen Umständen, von einem gewissen Alter des Blattes an, zu beobachten ist, schließt eine im Anschluß an Wundkork erfolgende Korkbildung aus. (Zudem hebt in solchen Fällen die Korkbildung in der zweiten oder dritten

---

[1]) Schumann gibt allgemein für die Kakteen kugelige Assimilationsparenchymzellen an. (Natürliche Pflanzenfam. III, 6a, *Cactaceae,* p. 165).

[2]) Ein Präparat (Querschnitt durch die untere [= äußere] Kante einer Warze) weicht darin ab, daß mehrere Korkschichten und mehrere mit oxalsaurem Kalk beladene Kollenchymgewebe aufeinanderfolgend in der Kante vorhanden sind. Jede Korkhaut liegt innerhalb eines Kollenchymgewebes.

Leider verbot mir der hohe Preis der Pflanze, weitere Untersuchung dahin anzustellen, ob vielleicht auf diese Weise das Kalziumoxalat von den lebenden Teilen isoliert wird, und warum dies nicht im ganzen Umfang der Warze geschieht. Aber, wie gesagt, an anderen Warzen verhielten sich alle drei Kanten gleich, indem der Kork unter der Epidermis entsteht.

[3]) *Dracaena Draco* und *D. cinnabarina* müssen trotz der mächtigen Kronenentfaltung zu den Stammsukkulenten gerechnet werden.

Grundgewebeschicht an.[1]) Sie ist vielmehr als eine in den normalen Entwicklungsgang des Blattes der betreffenden Arten gehörige Erscheinung zu betrachten.

Welches ist nun die Funktion der Korkhaut? Darüber können uns wohl die Punkte 2, 3 und 6 einigen Anhalt geben. Zunächst noch einige Worte zu der mit der Abbildung 4 in Widerspruch stehenden Bemerkung, daß auch bei *Agave Victoriae-reginae* der Blattgrund der korkerzeugende Teil sei. Streng genommen trifft das nicht zu, eigentlich ist es das fünfte Sechstel der Blattlänge. Vergleichen wir aber das Blatt der genannten *Agave* mit den Blättern der beiden Drazänen und den Warzen der *Leuchtenbergia,* so wird ohne Weiteres klar, daß der Widerspruch nur scheinbar vorhanden ist, indem unter Blattgrund in Wirklichkeit der unterste Teil der Spreite zu verstehen ist. Da bei *Agave* der theoretische Blattgrund als Scheide entwickelt ist, wäre eine an ihm auftretende Korkhaut, wie wir gleich sehen werden, vollständig zwecklos. Statt dessen bildet sich die Korkhaut am freien physiologischen Blattgrund.

Um nun zu einem Verständnis der Funktion der Korkhaut zu gelangen, ist es wohl nicht überflüssig, sich die Wirkungsweise des Korkgewebes überhaupt zu vergegenwärtigen. Die Transpiration wird verringert bezw. fast aufgehoben, der unter den Korkschichten befindliche lebende Teil mechanisch versteift und vor allem gegen Beschädigungen aller Art geschützt.

Da die in Rede stehenden Pflanzen als Sukkulenten mancherlei Einrichtungen zur Herabsetzung der Transpiration aufweisen, wie verdickte Kutikularschichten und Zellwandungen der Epidermis, schleimigen Zellinhalt, verringerte Blattoberfläche, wird man gewiß auch in der Korkhaut des Blattgrundes ein solches Mittel erblicken dürfen. Zumal die erzeugten Korkschichten von der Epidermis zusammengehalten sich nicht frei entfalten können, sondern von den nachdrängenden jüngeren Schichten zu einer festen Haut zusammengepresst werden, wird die Verdunstung wohl gänzlich aufgehoben. Aber eben das Bestehen dieser Zusammenpressung dürfte für die Wahrscheinlichkeit in die Wagschale fallen, daß diese Korkhaut auch mechanisch gute Dienste leistet, wenigstens bei den Drazänen. Bei diesen ist das Längenwachstum des Stammes ein ganz erhebliches, die mit den Basen aneinanderschließenden Blätter besitzen eine sehr lange Lebensdauer, sodaß eine Blattkrone von bedeutender Länge entsteht. Der Zuwachs an sekundären Bündeln ist in diesem Stammteil nicht sonderlich. Man wird also kaum fehlgreifen, wenn man den zu einem Mantel zusammenschließenden Blattbasen die Bedeutung eines Versteifungsgewebes zuerkennt. Die Blätter sind auch besser vor der Gefahr geschützt, durch Windstöße vom Stamm losgerissen zu werden, einer Gefahr, der sie mehr ausgesetzt sind als die Blätter anderer Monokotylenbäume mit scheidenartigen, den Stamm umfassenden, ineinandersteckenden Blattbasen. Dracänen mit derartigen Blattscheiden, zum Beispiel *Dracaena fragrans*, besitzen denn auch unverkorkte Blattbasen.

---

[1]) Derartige im Anschluß an Wundkork erfolgte Korkbildungen finden sich an den Blattstielen und Gelenken von *Philodendron*-Arten sowie am Blattgrund von *Agave, Furcraea (gigantea), Sanseviera, Yucca (guatemalensis)* etc. und sind meist auf die Wundränder beschränkt, die mitunter zu dicken Korkwülsten umgestaltet sind. Die verursachenden Verletzungen sind verschiedene, entweder eine von außen erfolgende, durch Knickung u. dergl. hervorgerufene Zerreißung der Gewebe an beliebiger Stelle, oder ein durch die Dickenzunahme des Stammes bewirktes Einreißen des Blattgrundes, der dieser Zunahme des Stammumfangs durch Wachstum zu folgen außer Stand ist.

Vielleicht sind hierher auch die Korkwucherungen zu rechnen, die sich in unseren Gewächshäusern am Grund der Blattscheiden mancher Palmen finden, z. B. bei *Ceroxylon.*

Was weitere Beschädigungen betrifft, so kommen die Angriffe pflanzlicher und tierischer Feinde und die Wirkung stehenden Wassers in Frage, letztere mehr bei *Agave Victoriae-reginae* und *Leuchtenbergia*. Beide sind dagegen sehr empfindlich. Weitere Worte darüber erübrigen sich.

Im Ganzen haben wir in den behandelten Pflanzen Fälle vor uns, bei denen die Korkbekleidung des Stammes auch in der Blattkrone fortgesetzt ist. In Ermanglung freier Stammteile, denen sonst die Bildung der Korkschichten obliegt, besorgen es die Blattbasen. Ein wichtiger Unterschied dieses Blattkorkes dem Stamm- und Wurzelkork gegenüber ist noch zu erwähnen. Letzterer ist streng genommen als Wundkork zu bezeichnen, er stellt einen Ersatz der Epidermis dar; der von den Blattbasen erzeugte Kork bildet eine Verstärkung der Epidermis.

Hamburg, 11. September 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Dracaena Draco.

Abb. 1. Krone einer Pflanze des botanischen Gartens in Hamburg. Die Korkhäute der Blattbasen täuschen bedeutendere Stammdicke vor. Sehr verkl.

Abb. 2. Grund (Unterseite) eines Blattes einer Pflanze des botanischen Gartens in Erlangen. gr = grüner Spreitenteil, k = Korkzone, r = roter Grenzsaum. — Für die Überlassung der Aufnahme, welche der Abbildung zu Grund liegt, bin ich Herrn Dr. Korff-München zu Dank verpflichtet.

Abb. 3. Querschnitt durch die Oberseite einer Blattbase. e = Epidermiszellen, k = Korkgewebe, g = Grundgewebe.

Agave Victoriae-reginae.

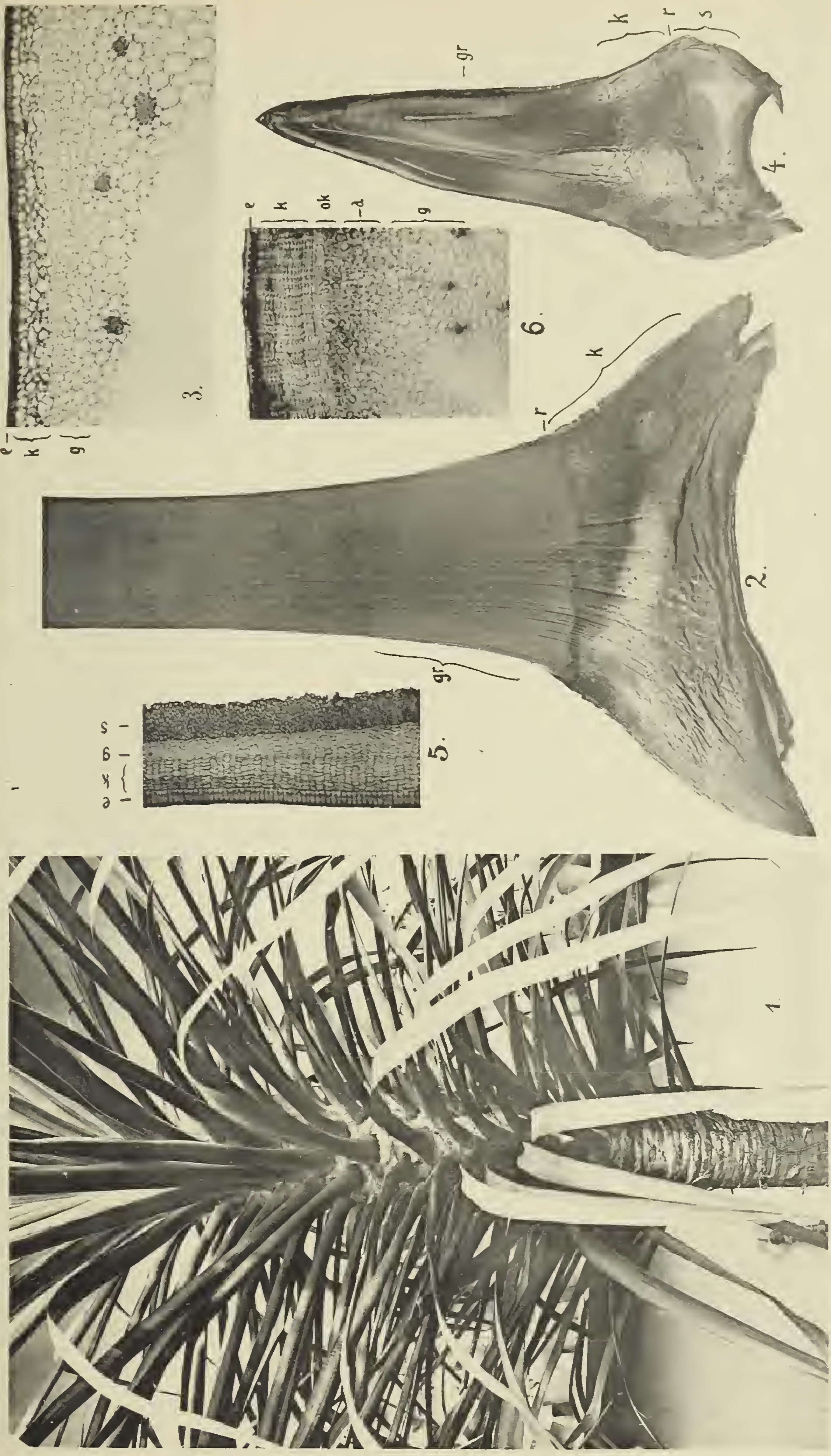
Abb. 4. Blatt (Oberseite) einer Pflanze aus der Stadtgärtnerei in Erlangen. gr = grüner Spreitenteil, k = Korkzone, r = roter Grenzsaum. s = glatter weißer Blattgrund.

Abb. 5. Querschnitt durch den verkorkten Blatt-Teil (Oberseite) einer mexikanischen Originalpflanze. e = Epidermis, k = Korkgewebe, g = Grundgewebe, s = Sklerenchymband.

Leuchtenbergia principis.

Abb. 6. Querschnitt durch den oberseitigen Grund einer Warze von einer mexikanischen Originalpflanze. e = Epidermis, k = Korkgewebe. ok = kristallführende Schichten, a = Assimilationsgewebe, g = Grundgewebe,

---


3.
e
k
g
6.
e
k
ok
d
g
4.
k
r
s
gr
2.
r
k
gr
5.
e
k
g
s
1

L. Lindinger. Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

Über Analogieen pflanzlicher und tierischer Zellstrukturen.

Von

M. v. Derschau.

Mit Tafel VII und zwei Abbildungen im Text.

Einleitung.

Vor etwa anderthalb Jahren befaßte ich mich, angeregt durch die noch immer schwebende Centrosomenfrage bei den höheren Pflanzen, mit diesem Gegenstande, wie schon viele Autoren vor mir. Nach den nochmaligen Kontrollbeobachtungen Körnicke's[1]) schien es, als wenn die Annahme von Centrosomen bei höheren Pflanzen aufgegeben werden müsse. Ich möchte nun gleich hier bemerken, daß mich meine Untersuchungen zu entgegengesetzten Resultaten führten, auf die ich an geeigneter Stelle zurückkommen werde. Die weitere Verfolgung meiner Studien führte zu vergleichenden Beobachtungen pflanzlicher und tierischer Zellen.

Berücksichtigt wurden die Differenzierungserscheinungen im Cytoplasma und Kern während der Karyokinese. Ich halte es nun für wesentlich, den Leser zunächst über die Anwendung der technischen und optischen Hilfsmittel zu orientieren, und füge hinzu, daß die eingeschlagenen Methoden wesentliche Vorteile gegen frühere darboten.

I. Untersuchungsmethoden.

Fixierung. Bei früheren cytologischen Studien bediente ich mich im Großen und Ganzen mit Vorteil des absoluten Alkoholes. Ungünstige Einwirkungen machten sich jedoch auf Konservierung und natürliche Lage feinster Cytoplasmastrukturen, besonders in Zellverbänden, bemerkbar. Junge Zellmembranen in Wandbelegen sind, wenn auch annähernd gleich alt, doch in ihrem innern Aufbau nicht gleichartig genug, um ein allseitig gleichmäßiges Eindringen dieses Fixiermittels zum Plasmaleibe zu gestatten. Sehr oft wurde ein Zerreißen gerade feinster plasmatischer Verästelungen beobachtet, infolgedessen der natürliche organische Zusammenhang mehr oder weniger geschädigt wurde. Hiermit war stets ein recht beträchtliches Zurücktreten des Cytoplasmas vom Kerne zu beobachten, wodurch leicht falsche Vorstellungen über die morphologischen Beziehungen beider Faktoren zu einander erweckt werden konnten. Was die gröberen Bestandteile des Kernes anbelangte, also Chromosomen, Nucleolen, so reichte Alkoholfixierung aus. Eine gute Fixierung für feinste Strukturen, die einen Einblick in den organischen Zusammenhang von Kern und Plasma ermöglichte, lernte ich in dem angeführten Eisen'schen Werke[1]) kennen.

---

[1]) Der heutige Stand der pflanzl. Zellforschung. (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. XXI. Gen.-Vers.-Heft 1. 1903.)

Dieser Autor widmete dem Studium der Fixierungsflüssigkeiten wie auch dem der Tinktionen seine besondere Aufmerksamkeit, und entschied sich nach langer Prüfung zur Fixierung seiner spermatogenen Zellen für die Iridiumchloridessigsäure in folgenden Verhältnissen:

$$\left.\begin{array}{ll} 1 \text{ Teil} & \text{Eisessig} \\ 1/2 \;\;„ & \text{Iridiumchlorid} \end{array}\right\} \; 98\,1/2 \; H_2\,O.$$

Diese Komposition hat nun, wie Heuser und ich uns überzeugen konnten, ganz vorzügliche Eigenschaften auch für pflanzliche Zellen. Nirgends konnten kontrahierende Wirkungen wahrgenommen werden. Nach Eisen[2]) wirkt Platinchlorid noch schädlicher als Osmiumsäure auf Chromatin ein. Besonders aber vernichtet es die feinen Cytoplasmastrukturen. Für die Wandbelege von *Fritillaria* lagen die Vorzüge der Iridiumchloridessigsäure klar zu Tage. Die Bilder waren scharf und gaben ein ideales Bild feinster Plasmadifferenzierung.

Färbung. — Eisenhämatoxylin-Tinktion nach Benda-Congorot-Nachfärbung.

Die meisten Präparate wurden nach diesem Verfahren tingiert. Ich hielt mich zunächst streng an die Eisen'sche Vorschrift, während später gewisse Vereinfachungen vorgenommen wurden. Es konnte zum Beispiel das Auswaschen der Präparate mit verdünnter Salpetersäure fortgelassen werden. Auch wurde die Congorotfärbung mit der starken Nissl'schen Konzentration durch eine schwächere ersetzt. Die Nachfärbung dauerte so zwar länger, doch war sie feiner differenzierend. Das von Heuser und mir etwas modifizierte Eisen'sche Tinktionsverfahren war folgendes:

Die in Iridiumchloridessigsäure etwa drei Stunden liegenden Fruchtknospen von *Fritillaria imperialis* wurden zwölf Stunden in Wasser (Leitungswasser) ausgewaschen, kamen dann in absoluten Alkohol und Glycerin zu gleichen Teilen, etwa auch zwölf Stunden. Nach dem Herauspräparieren der Belege wurde gründlich mit destilliertem Wasser ausgewaschen. Hierauf Verweilen in sechsfach verdünnter schwefelsaurer Eisenoxydlösung (15 Stunden). Ein längeres Verweilen darin ist wegen des später sehr erschwerten Auswaschens des Eisenhämatoxylins nicht ratsam. Darauf wasche man in destilliertem Wasser aus. Eisen empfiehlt hier nochmaliges Auswaschen in Brunnenwasser. Für unbedingt nötig halte ich es nicht. Darauf gelangt das Objekt 15—20 Minuten in Hämatoxylin. Eisen ließ seine Schnitte 48—72 Stunden darin. Mit zehn Prozent Eisessig unter Zusatz von schwefelsaurer Eisenoxydlösung wird nun so lange ausgewaschen, bis strohgelbe Färbung erfolgt. Gewöhnlich reicht dies nicht hin, um die noch überfärbten Chromosomen und Nucleolen auf den richtigen Tinktionsgrad zu bringen und man entfernt deshalb den Überschuß an Eisenhämatoxylin mit einprozentigem salzsauren Alkohol. Dies muß schnell und unter dem Simplex geschehen. Alle Flüssigkeit wird schnell mit Fließpapier entfernt und Wasser hinzugesetzt.

---

[1]) The spermatogenesis of Batrachoseps, polymorphous cells etc. (Journ. of Morph. Vol. XVII. 1. 1900.)

[2]) l. c. p. 4.

Ist die Färbung der Chromosomen richtig, so müssen sich die in denselben befindlichen Chromatinkörner von dem grau bis hellbräunlich flüssigen Medium (Chromoplasma nach Eisen) deutlich abheben.

Jetzt kann man mit Congorot nachfärben. Eisen bediente sich, wie oben erwähnt, der Nissl'schen Konzentration. Für unsere Zwecke möchte ich eine schwächere Lösung dieses Farbstoffes vorziehen, da sonst leicht Überfärbung mit unangenehmen Folgen eintritt. Die Differenzierung von Linin und Cytoplasma wird auch exakter. Man trage vor allem Sorge, daß die vorher aufgegebene Salzsäure tüchtig mit destilliertem Wasser entfernt wird, weil andernfalls sofortige Blaufärbung erfolgt.

Glaubt man, mit der Nachfärbung den richtigen Ton getroffen zu haben, was unter dem Simplex zu verfolgen ist, so wird mit Fließpapier sorgfältig gereinigt. Auf diese Weise wird am besten ein Umherwerfen und Zerreißen der Wandbelege im absoluten Alkohol vermieden. Durch die schwefelsaure Eisenoxydbehandlung werden besonders die noch nicht in der Zellbildung begriffenen Belege sehr mürbe. Ist dagegen letztere eingetreten, so liegt diese Gefahr nicht mehr vor. Aus dem absoluten Alkohol kommt das Präparat direkt in eine Mischung von Bergamottöl und Xylol zu gleichen Teilen. Montiert wurde in Gam Thus. — Von allen versuchten Methoden liefert diese Färbung die schärfsten und klarsten Bilder.

Ehrlich-Biondi. — Die Differenzierung ließ viel zu wünschen übrig. Ein Nachteil war ferner, daß die Präparate in Glycerin-Gelatine eingebettet werden mußten. Die Bilder waren nicht scharf und für Öl-Immersionen gar nicht zu gebrauchen. Auch in der Färbung waren die Präparate nicht beständig.

Methylenblau-Eosin. — Differenzierte das „Kinoplasma" vorzüglich. Cytoplasma-Strukturen waren himmelblau gefärbt, während das erstere veilchenblaue Farbe annahm.

Toluidinblau. extra. — Zeigt wie Methylenblau-Eosin deutlich die Unterschiede zwischen Cytoplasma, Linin und Kinoplasma.

Congo-Thionin-Rutheniumrot. — Bezüglich dieses Verfahrens verweise ich auf Eisen[1]). Leider zeigten die Präparate die Neigung zum Trübewerden, was besonders bei Gebrauch von Öl-Immersionen unangenehm hervortrat. Diese Methode eignet sich jedoch zum Studium der Nucleolen und der Conturen der Chromosomen. Wodurch die Verschleierung entsteht, konnte noch nicht festgestellt werden. Meist wurde nach Benda mit Eisenhämatoxylin und Congorot gefärbt. Die homogene Substanz der Nucleolen (Chromoplasma bei Eisen) zeigte graue bis hellbräunliche Tinktion, die in diesem Medium vorhandenen Chromatinkörner waren tiefschwarz gefärbt. Cytoplasma blaßrot, Linin freudigrot, Centrosomen tiefschwarz.

Optische Hilfsmittel und deren Anwendung.

Hier wurde ebenfalls nach Eisen verfahren. Bei Anwendung der apochromatischen Immersionssysteme 1,30 und 1,40 num. Ap. wurde das Cedernholzöl in zwei verschiedenen Dichtigkeiten verwendet. Das eingedickte wurde zwischen Kondensor und Objektträger, das dünnflüssige zwischen Deckglas und Immersion eingeschaltet. Die Lichtstrahlen erlitten auf diese Weise keine Ablenkung. Als Lichtquelle diente elektrisches Glühlicht (25 kerzig). Auch Tageslicht bei gleichmäßig hellbewölktem Himmel war sehr vorteilhaft. Bei künstlichem Lichte kann jedoch nicht genug ein Lichtfilter empfohlen werden, der ein die Augen nicht anstrengendes Licht zu produzieren imstande ist. Bläuliches Licht greift auf die Dauer sehr die Augen an, macht auch feinste Strukturen unsichtbar. Mit Vorteil haben Heuser und ich als Filterflüssigkeit die von Eisen empfohlene Mischung von Methylenblau und Cyanin in absolutem Alkohol angewendet. Man korrigiert so lange die Färbung, bis im Gesichtsfelde des Mikroskopes ein indifferentes weißes Licht erscheint. Am besten stellt man sich eine alkoholische Methylenblaulösung von verwaschener Kittelblaufarbe her, und korrigiert dieselbe mit konzentrierterer alkoholischer Cyaninlösung.

Beide Lösungen müssen vor dem Gebrauche filtriert werden.

II. Zur Herkunft der chromatischen Substanz.

Das große Interesse, das seit mehreren Decennien dem Studium der tierischen und pflanzlichen Zellkerne zugewendet wurde, führte zur Erkenntnis gewisser Qualitäten desselben, die ihn gewissermaßen zum spiritus rektor in der Zelle stempelten. Ohne Zweifel kommt diesem Zellorgan, als Träger der Vererbungssubstanz, des Chromatins, deshalb auch eine besondere Bedeutung zu. Auch als alleiniger Inhaber des Linins zeichnet der Kern sich vor dem umgebenden Cytoplasma aus. Diese stofflichen Qualitäten waren es wohl hauptsächlich, welche ihm in der Zelle den Ruf einer gewissen Superiorität verschafften. Zoologischerseits wird die Vorherrschaft des Kernes bekanntlich von O. Hertwig und Weißmann vertreten. Von Botanikern ist es de Vries, welcher kleinste, jedoch dem Auge nicht mehr wahrnehmbare Stoffteilchen aus dem Kerne in das Cytoplasma auswandern läßt. Mit bestimmten Qualitäten ausgerüstet, sollen sie das Cytoplasma wieder in besonderer Weise aktivieren. Diese Determinanten würden uns erst in Form höherer Einheiten, Pangenosomen, sichtbar. Auch dieser de Vries'schen Anschauung liegt das Bestreben zu Grunde, irgendwelche in der Zelle sich abspielenden Vorgänge auf Anstoß von Kernsubstanz zurückzuführen. Das Hypothetische hierbei sind nur die aus dem Kerne ins Cytoplasma auswandernden unsichtbaren Stoffteilchen. Der Kern braucht, meiner Ansicht nach, durchaus nicht für alle in der Zelle sich abspielenden Aktionen den ersten Anstoß zu geben. So wissen wir zum Beispiel aus der Zoologie, daß die Spindelbildung in spermatogenen Zellen ihren Ausgang von den im Cytoplasma liegenden Sphären (Idiozomen) nimmt. Man kann ja diese Sphären als höhere Einheitenkomplexe auffassen, jedoch bleibt die Annahme ihrer Entstehung aus kleinsten, dem Auge nicht mehr wahrnehmbaren, dem Kerne entstammenden Stoffteilchen nur eine unbewiesene Hypothese. Außerdem befindet sich der Kern in steter Abhängigkeit vom Cytoplasma während seiner sich wiederholenden Teilungen und der Zellbildung. Diese Prozesse erfordern viel Nährmaterial, welches schließlich doch auch nur wieder dem Cytoplasma entnommen werden kann. Linin, Chromatin regenerieren sich schlechterdings aus demselben. Pfeffer[1]) sagt treffend, daß unter allen Umständen das Cytoplasma einen gewissen, manchmal den überwiegenden Anteil an einer bestimmten vitalen Tätigkeit haben kann. Es liegt mir hier fern, Betrachtungen darüber nachzuhängen, wie weit in jedem speziellen Falle der eine oder der andere Faktor präponderiert. Nur möchte ich daran festhalten, daß bei niederen, wie auch bei hoch organisierten pflanzlichen und tierischen Zellen die Vererbungssubstanz ihre Regeneration aus dem Cytoplasma erfährt. Die Zwischenstufe nimmt hierbei das Linin ein.

---

[1]) l. c. p. 6.

Die chromatische Substanz wird im allgemeinen als etwas den pflanzlichen wie tierischen Zellkernen schlechthin Gegebenes, durch stete Vererbung weiter Überliefertes, hingenommen, wobei die jedem Kerne mitgegebene Quantität Chromatin für weitere Evolutionen völlig ausreiche. Andererseits ist es aber wiederum klar, daß Kerne bei vielfach sich wiederholenden Teilungen und folgender Zellbildung dieses Material allmählich verbrauchen müssen, wenn nicht eine entsprechende Regeneration des Chromatins aus vorhandenem Material eintritt.

Nun konstatierte Hertwig[2]) für tierische Zellkerne das Vorhandensein von Plastin-Chromatin-Nucleolen. Plastin war ihm das Material, welches die chromatinfreien Nucleoli der Gewebezellen bildet.

---

[1]) Pflanzenphysiologie. II. p. 235. 1904.

[2]) Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium Eichhorni.* (Abh. d. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss. II Cl. Bd. XIX. 1898. p. 636. 710.)

Eisen¹) beschreibt bei *Batrachoseps attenuatus* einen „Linoplasten" und einen „Chromoplasten". Ersterer besteht aus einer Ansammlung von Lininkugeln, während der Chromoplast, die sogenannte chromatische Substanz vertritt. Im aktiven Zustande zeigten sich, nach des Autors Abbildungen zu urteilen, Übergangsformen von Linin zum Chromatin.

Hertwig²) scheint eine ähnliche Beobachtung gemacht zu haben, wenn er sagt, es gäbe zwischen Chromatin und Plastin gar keine scharfe Grenze. Je mehr die Kernkörperchen sich mit Chromatinkörnern bereicherten, umsomehr nehmen dieselben den Chromatin-Charakter an, oder im umgekehrten Falle, den des Platins. Im Ruhezustande dagegen zeige sich Plastin und Chromatin zu einem homogenen Körper vereinigt, dem Chromatin-Plastin-Nucleolus, der aber seine Doppelnatur erst in der Aktivität enthülle. Die feinen, ausgesponnenen Fadensysteme zeigten ein körniges Aussehen, welches von einander sich abwechselnden größeren und kleineren Plastin- und Chromatinkörnchen herrühre.. Auch die Aquatorialplatte gehe aus Plastin und Chromatin hervor.

Was *Actinosphaerium* anbelangt, so ist Hertwig³) der Ansicht, daß beide Substanzen möglicherweise ein und dasselbe Element im Kerne repräsentieren, indem das Plastin zu Plastinnucleolen wird, das Chromatin sich dagegen im Kernnetze verteile. Damit dürften nach diesem Autor beide Substanzen, den Umständen nach, sich vertreten.

Botanischerseits scheint Cavara⁴) zuerst die Beziehungen zwischen chromatischer und sogenannter achromatischer Substanz näher untersucht zu haben. Der Autor gibt für die Nucleolen der höheren Pflanzen eine Zusammensetzung aus Plastin und Chromatin an. Das Innere der Kernkörperchen erfülle Plastin, während das Chromatin seine Oberfläche bilde. Durch geeignete Versuche mittelst höherer resp. niederer Temperaturen könnten die Beobachtungen Cavara's von Hottes⁵) bestätigt werden.

Strasburger⁶) gibt nun an, daß er derartige Nucleolen für normale Verhältnisse nicht angetroffen habe. Aber auch Pampaloni⁷) gibt für die Kerne der meristematischen Zellen von *Psilotum triquetrum* chromophile und weniger chromophile Nucleolen

---

¹) l. c. p. 28. 34.

²) l. c. p. 714.

³) Siehe bei Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung u. s. w., pag. 121.

⁴) Breve contribuzione alla conoscenza del nucleolo. (Bull. della soc. bot. Ital. 1902. p. 108.)

⁵) Strasburger, l. c. 1900, p. 138.

⁶) l. c. p. 138.

⁷) Il fenomeni cariocinetici nelle cellule meristemali degli apici vegetativi di *Psilotum triquetrum.* (Ann. di Bot. del Prof. Pirotta. Vol. X. Roma 1903. Fasc. III. p. 75.)

an. Dixon's[1]) Ansicht, es enthalte der Nucleolus im ruhenden Kerne die Chromatinsubstanz, pflichte ich gerne bei und füge noch hinzu, daß die Nucleolen auch im Stande sind, den Bedarf an chromatischer Substanz aus sich zu ergänzen. Ich betrachte demnach den Plastin- oder auch Linin-Nucleolus bei den höheren Pflanzen als die Wiege des Kern-Chromatins.

Wager[2]) nimmt an, daß die nucleolare Substanz allmählich auf die Fäden des Kerngerüstes im Beginne der Prophasen überwandert und daß durch Verdickung der feinen Fäden nach und nach der Kernfaden sich bilde.

Durch die soeben wiedergegebenen Beobachtungen zoologischer wie botanischer Autoren sollten nur die nahen Beziehungen zwischen Linin (Plastin) und Chromatin dargetan werden. Weitere Belege für das Vorhandensein von Linin-Chromatin-Nucleolen als normale Organe bei den Zellkernen konnte ich an Teilkernen in den *Fritillaria*-Wandbelegen beibringen. Die Kerne dieser klassischen Wandbelege eigneten sich vor allem ganz besonders zur Beobachtung, weil die Mikrotombehandlung vermieden werden konnte. Die Doppelnatur der Nucleolen ließ sich an diesen durch „Knospung" entstandenen Karyomeriten[3]) hinsichtlich der Umwandlung von Lininsubstanz in Chromatin vorzüglich beobachten.

(Fig. 1.) Die Kerne zeigten ein Überwiegen der Lininsubstanz gegenüber dem Chromatin. Das Lininnetzwerk des einen Karyomeriten hatte besonders an den Kreuzungspunkten größere und kleinere Lininklümpchen aufzuweisen. Die Konturen der kleineren waren noch unregelmäßig, die der größeren schon abgerundet und zeigten die charakteristische Form ruhender Nucleolen. Bei Anwendung der apochr. Öl-Immersion 1,40 sah man eine Gruppe von „Linosomen"[4]) zu einem Lininnucleolus vereinigt. Die abgerundeten größeren Lininnucleolen hatten an der Peripherie schwarz tingierte Chromatinkörnchen, die häufig durch eine Art Brücke mit einander verbunden waren. Übrigens hat Eisen[5]) auf seiner Abbildung des Linoplasten ebenfalls einen schwarzen kugelförmigen Körper wiedergegeben, den er „endonuclear body" nennt. Eine Erklärung dazu hat der Autor nicht gegeben. Die chromatischen Körnchen überziehen fernerhin mehr und mehr den Lininnucleolus nach Art eines Gitters. Auf dem stark körnigen Liningerüst waren ebenfalls Chromatinkörner verteilt. Es machte mir den Eindruck, als wenn die kleinen Linosomen des Netzwerkes nicht im Stande waren, Chromatin zu erzeugen, sondern dieser Akt erst in den fertigen Lininnucleolen vor sich gehen konnte. Der Habitus des ziemlich großen Teilkernes zeigte ohne Zweifel eine noch werdende Kernanlage. Die Zahl der noch nicht abgerundeten Lininklümpchen war zu groß, um sie als fertige Nucleolen ansprechen zu können. Ich glaube deshalb, daß erst eine Vereinigung mehrerer zu einem abgerundeten Linosomenkomplex stattfindet.

---

[1]) The possible function of the nucleolus in heredity. (Ann. of Bot. Vol. XIII. 1899. p. 269.)

[2]) The nucleolus and the nuclear division in the root-apex of *Phaseolus*. (Ann. of Bot. XVIII. 1904.)

[3]) Über Entstehung überzähliger Kerne durch zurückgebliebene Chromosomen, vergl. Tischler, Entwicklung der Sexualorgane bei einem sterilen *Bryonia*-Bastard. (Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XXIV 2. 1906. p. 86.)

[4]) Eisen, l. c. p. 81.

[5]) Derselbe, l. c. p. 81.

Die Bereicherung an Chromatin nimmt nun in den Nucleolen zu. Gute Präparate zeigen dann einen gemischt gefärbten Nucleolus von schwarz-rötlich-brauner Tinktion. (Fig. 2.)

Nunmehr tritt eine weitere Veränderung im Nucleolus auf. Ein grau-bräunlich gefärbtes homogenes Medium macht sich geltend, welches ein Körper mehr flüssiger Art zu sein scheint. Eisen nennt ihn „Chromoplasma" und ist der Meinung, daß derselbe vielleicht zur Fortbewegung der Chromatinkörner in den Chromosomen oder auch als Nährmittel für das Chromatin dienen dürfte. Das in den Nucleolen vorhandene Linin wird nun weiter in Chromatin umgewandelt, wobei das Chromoplasma ebenfalls zunimmt. Völlig ausgebildete Nucleolen zeigen mehrere Chromatinklumpen in dem helleren Chromoplasma. (Fig. 3.) Ob dieses Chromoplasma eine Lösung von Linin und Chromatin vorstellt, oder ob ein Spaltprodukt bei der Umwandlung in Chromatin vorliegt, bleibt noch zu entscheiden. Jedenfalls tritt schon in den werdenden Chromosomen (leaders nach Eisen) diese Substanz auf. Sehr deutlich ist sie in fertigen Chromosomen zu beobachten. In noch nicht ganz mit chromatischer Substanz bedeckten Nucleolen sieht man außerdem bei entsprechender Einstellung des Mikroskopes starke lichtbrechende Punkte aufleuchten. Ich bin geneigt, dies Phänomen für durchscheinende Grundsubstanz zu halten, da dieselben an ausgebildeten Nucleolen nicht mehr gesehen wurden.

Vielleicht dürfte so die Ansicht Longo's[1]) zu erklären sein, wenn er meint, Cavara habe bei seinen Plastin-Chromatin-Nucleolen nur hohle, von der gewöhnlichen Nucleolarsubstanz gebildete Kernkörperchen gesehen. Ein Analogon hierzu sind Eisens[2]) „endochromatic granules". Der Autor hält diese Gebilde besonders für Chromoplasten charakteristisch. Näher geht Eisen auf diese endochromatischen Körper nicht ein. Wie schon früher erwähnt, hatte Strasburger[3]) Nucleolen, wie Cavara sie fand, nur unter anormalen Bedingungen gesehen.

Die eben geschilderten Vorgänge an Karyomeriten der Wandbelege spielten sich an völlig normalen Kernen ab. Abnorme künstliche Veränderungen, wie sie durch Mikrotombehandlung an Schnitten vorkommen können, waren hier völlig ausgeschlossen. Für die Entwicklung von Chromatin aus der Linin-Folie in normalen Kernen sprechen schwerwiegende Analogieen aus der Zoologie. Ganz abgesehen von dem „endonuclear body" Eisen's[4]) im Linoplasten, zeigt Autor auf Tafel I, Fig. 1—5, wie Lininfäden an den

---

[1]) Esiste cromatolisi nei nuclei normali vegetali? (Rendiconti della Acad, dei Lincei. Vol. VII. 1899. Sem. I. Sér. Va, Fasc, 16.)

[2]) l. c. p. 30.

[3]) l. c. p. 138.

[4]) l. c. p. 81,

Chromoplasten der „polymorphous cells" im Ruhezustande ansetzen. Dies deutet höchstwahrscheinlich auf eine Liniernährung hin, wodurch der Chromoplast in den Stand gesetzt wird, Chromatin zu erzeugen. Pampaloni's[1]) chromophile und weniger chromophile Nucleolen wären danach vielleicht auch auf Kernkörper mit mehr oder weniger Chromatinproduktion zurückzuführen. Schließt man weiter auf den Ursprung des Linins zurück, so kann ich mir dasselbe wiederum nur als höhere Differenzierung des Cytoplasmas vorstellen. Die direkte Ergänzung des Linins aus dem Cytoplasma wird durch Beobachtungen an aktivierten Kernen höchstwahrscheinlich gemacht. Eben aktivierte *Fritillaria*-Kerne lassen bei sehr starker Vergrößerung den innigen Kontakt der zarten Linin-Verästelungen mit dem Cytoplasma deutlich erkennen. (Fig. 4.) Linin ist von Natur körniger, derber als das mehr fädige Cytoplasma und färbt sich auch intensiver. Rein theoretische Erwägungen lassen die Annahme der Bildung des Linins aus dem Cytoplasma als notwendig erscheinen. Das Linin bedarf infolge vielfacher Wiederholung der Kernteilung und damit verbundenem Chromatinverbrauch der Ergänzung, wenn der weitere Bestand des Kernes gewährleistet werden soll. Diese kann eben nur aus dem Cytoplasma erfolgen. Die soeben entwickelten Anschauungen der stufenweisen Entwicklung des Linins und Chromatins aus dem Cytoplasma lassen natürlich die Auffassung einer homogenen Zusammensetzung des Kerngerüstes nicht zu.[2]) Durch meinen Freund, Herrn Privatdozent Dr. Tischler, erfuhr ich, daß Ručička einer ähnlichen Metabolie nicht fernstehe. Leider ist es mir bis jetzt nicht gelungen, die Abhandlung des Autors zu erhalten.

Anmerkung: Ein interessanter Fall von Kernhunger (Chromatinmangel) durch wucherndes Mycel im Wandbelege herbeigeführt, sei hier erwähnt. Die Kerne, in der Karyokinese begriffen, ließen (Eisenhämatoxylin-Congorot-Tinktion) auf den ersten Blick Chromatinmangel erkennen. Die Nucleolen waren sehr klein, zeigten aber noch Chromatinfärbung. Die Chromosomen stellten leere, farblose Schläuche dar. Im Stadium der Scheidewandbildung war an dieser das noch verfügbare Chromatin angesammelt, sonst blieb alles farblos. Selbst das Cytoplasma und das Linin färbten sich kaum oder garnicht. Die Erklärung dürfte in der das Cytoplasma zerstörenden Tätigkeit des wuchernden Pilzes zu suchen sein. Regeneration von Linin konnte nicht stattfinden und infolgedessen keine Chromatinbildung.

III. Chromidialapparat und Chromidialsubstanz.

Mit Beginn der Membranbildung im Wandbelege kann man, wie schon früher von mir beobachtet wurde[3]), einen anastomosierenden Komplex von Lininsubstanz beobachten, der von den beiden Tochterkernen in die noch bestehenden Reste der Centralspindelfasern übergeht. Damals, mit schwächeren optischen Hilfsmitteln arbeitend, war ich nicht in der Lage, das morphologische Verhalten der austretenden Nucleolarsubstanz weiter verfolgen zu können. Die sich auf die Membrananlage zu fortbewegende chromatische Substanz hat sowohl Klümpchen- wie Fadenform. Die wiederholten Karyokinesen und Zellbildungen dürften allmählich das Cytoplasma des Beleges so ziemlich aufgebraucht haben. Das Bedürfnis nach Nährstoffen besteht aber weiter.

---

[1]) l. c.

[2]) van Wisselingk, Über das Kerngerüst. (Bot. Ztg. Bd. 57. 1899.) — Grégoire-Wygaerts, La reconstruction du noyeau etc. (La Cellule 21. I. 1903.) Moll, On the nuclear division of *Fritillaria imperialis* L. (Koninglyke Akad. v. Wetenschappen. Jan. 1905.) — Sypkens, Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis*. (Extrait du Rec. des trav. Bot. Neerl. No. 2. Groningen 1904.)

[3]) Wanderung nucleolerer Substanz während der Karyokinese und in lokal sich verdickenden Zellen. (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. XXII. 1904. 8.)

Beim Herauspräparieren der Wandbelege fiel Heuser und mir auf, daß gerade in diesen Phasen das Lösen von der darunter liegenden Integumentschicht seine großen Schwierigkeiten hatte. Meist wurden nur einzelne Fetzen des in der Zellbildung begriffenen Beleges erhalten. Mit dem Integument ging der ganze Lappen leicht aus dem Embryosack heraus. Beobachtete man nun einen solchen Beleg mit darunter liegender Integumentschicht, so zeigten die Kerne letzterer einen merkwürdigen Reizzustand.

(Fig. 5.) Die Verhältnisse entsprachen den von Tischler¹) gemachten Beobachtungen an den Kernen der Tapetenzellen von *Ribes intermedium* und denen von Goldschmidt²) an Zellkernen bestimmter, im Reizzustand befindlicher tierischer Zellen.

Hatten die Wandbelegkerne etwa das Metaphasenstadium erreicht, so waren die Integumentkerne mit ihnen in organischen Zusammenhang getreten. Die Kommunikation geschah mittels eines netzartigen Apparates. Letzterer besteht aus Linin der beiderseitigen Kerne. Die Vereinigung beiderseitiger Lininkomplexe geschieht nach Auflösung der trennenden Zellmembranen. Die chromatische Substanz tritt, den Fäden des Lininnetzes folgend, aus dem Integumentkerne aus und setzt an die Teilungsfiguren der Wandbelegkerne an. (Fig. 6.) Stellt man das Mikroskop in die verschiedenen optischen Ebenen langsam ein, so kann man die schräg ansteigende Bahn des verbindenden Lininnetzes mit der Chromidialsubstanz darauf deutlich verfolgen.³)

Der Übertritt der chromidialen Substanz des Integumentkernes geht also in der Weise vor sich, daß die Membranen an den Durchtrittsstellen allmählich aufgelöst wird. Der gelegentliche Austritt von

---

¹) Über die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei *Ribes*-Hybriden. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLII. Heft 4.)

²) Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. (Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. und Ontogenie der Tiere. Bd. XXI. 1904. Heft I.)

³) Nach Goldschmidt l. c. zerfällt jeder tierische Kern in zwei Kernanteile, der eine ist der somatische (Bewegungs- oder Stoffwechselkern), der andere der propagatorische (Vererbungskern). In tierischen Gewebezellen tritt nun eine völlige Trennung beider Teile nicht ein, wenigstens kaum bemerkbar in verteilter Form, aber immer noch in Verbindung mit dem vorwiegend propagatorischen Kerne. Der somatische Kern kann, wie Goldschmidt's Figuren zeigen, auch dendritische Formen annehmen, als sogenannter Macronucleus dem Micronucleus gegenüber. — Für uns dürften sich hieraus nicht unschwer einige Analogieen ableiten lassen. Das dendritisch im Cytoplasma sich verzweigende Linin entspräche dem somatischen Kerne, der aber mit den propagatorischen Bestandteilen (Chromatin, Nucleolen) enge Fühlung hält,

Chromatin aus dem Kerne in das Cytoplasma war R. Hertwig[1]) bekannt. Er nannte diese Bestandteile Chromidien. Bei Monothalamien konnten die Chromidien in Form eines distincten Chromidialnetzes beobachtet werden, das wieder Beziehungen zu den Kernen zeigte. Bei *Fritillaria* wandert die chromatische Substanz innerhalb der Lininfäden, wie Tinktionen mit Eisenhämatoxylin-Congorot zeigten. Das Chromatin hebt sich deutlich von der rotgefärbten Lininhülle ab. Der von Mewes bei Tapetenzellen von *Nymphaea* beschriebene Vorgang ist den von mir an *Lilium Martagon* und *Iris germanica* gemachten Beobachtungen sehr ähnlich. Tapetum und Integument sind demnach wohl als nutritive Gewebe für linin- resp. chromatinbedürftige Zellkerne aufzufassen. Die Verwendung chromidialer Substanz dürfte nach dem bei *Fritillaria* sich abspielenden Modus ohne vorherige Lösung vor sich gehen. Auch glaube ich, daß bei den Tapetenzellen ein direkter Verbrauch der chromidialen Substanz in feinst verteilter Form seitens der Pollenzellen stattfindet. Vielleicht dürfte es gelingen, bei geeigneter Fixierung, entsprechenden Altersphasen der Antheren, zweckmäßiger Färbung, ein verbindendes Lininfädensystem zu finden, als Transportbahn für chromidiale Substanz.

Übrigens gelang es Heuser und mir, in Tapetenzellen verästelte Lininfortsätze zu beobachten, in welche die Mitochondrien ausliefen. Die Verbindung mit den Pollenmutterzellen war aber schon zerstört. Allmählich werden nun die Integumentkerne völlig inhaltsarm. Die Nucleolen verlieren ihren chromatischen Gehalt und erscheinen grau-bräunlich mit Chromoplasma erfüllt. (Fig. 7.) Das schon früher erwähnte Chromoplasma dürfte, wie in den Chromosomen, auch als Beförderungsmittel der Chromidialsubstanzen nach den Verbrauchsstellen eine Rolle spielen. Völlig ausgesogene Kerne verhielten sich wie leere Hülsen und sahen wie überfärbt aus.

IV. Linin, Sphaeren, Archosomen, Spindelbildung, Chromosomen, Nucleolarsubstanz.

Cytoplasma und Kerne der Wandbelege sind während der ganzen Periode ihres Bestehens eigentlich in stets aktiviertem Zustande. Das stetige Wachstum des Embryos hängt ja von einer entsprechend schnellen Entwicklung dieses Nährkomplexes ab. Wohl tritt nach einer stattgehabten Kernteilung resp. Zellbildung eine relative Ruhe der Tochterkerne ein. Es ist dies aber nur ein zeitweiliges Stillestehen auf einer aktiven Phase. Das Kernnetz tritt nicht in den völligen Ruhezustand ein und auch die unmittelbare cytoplasmatische Umgebung des Kernes deutet noch immer auf einen gewissen Alarmzustand hin.

Linin. — Der Prozeß der Spindelbildung wird bekanntlich durch gewisse in nächster Nähe des Kernes sich abspielende Vorgänge im Cytoplasma eingeleitet. An der hier sich bemerkbar machenden Differenzierung beteiligt sich außer bestimmten cytoplasmatischen Bestandteilen das Linin des Kernes. Die Kernhülle, dem Cytoplasma angehörend, tritt etwas vom Kernkörper zurück, worauf aus letzterem Lininbrücken in den entstandenen Zwischenraum eintreten. (Fig. 4.) Dieselben verästeln sich sofort dendritisch im Cytoplasma und stellen so ein dichtes Gewirre feinster Verästelungen im fädigen Cytoplasma dar. Ich neige in diesem Falle zu der Ansicht Goldschmidt's, daß wir hier ein Phänomen vor uns haben, welches dem teilweisen Austritt des somatischen Kernes bei gewissen tierischen Zellkernen entsprechen dürfte. Man kann sich vorstellen, daß der „somatische Kern" (Linin) cytoplasmatischer Substanz bedarf, um bei der folgenden Teilungstätigkeit genügend Linin den Nucleolen für Bildung der Vererbungsmasse zuzuführen.

---

[1]) Die Protozoen und die Zelltheorie. (Archiv für Protistenkunde. VI. 1902.)

Was die morphologische Seite anlangt, wird von Stauffacher[1]) für die Kerne der Muskelzelle von *Cyclas cornea* ein ähnlicher Vorgang beschrieben. Dort sind es „Achromatinstränge", welche sich aus dem Kerne mittels „Brücken", die den Hof um den Kern durchsetzen und in das Cytoplasma hinein sich verästeln. Der Autor behauptet ebenfalls, daß diese Achromatinstränge dem Kerne angehörten, aber der Tinktion große Schwierigkeiten böten. Eine „Kernmembran" konnte der Autor auch nicht feststellen und schloß daraus, daß an den Austrittsstellen „Löcher" nicht vorhanden zu sein brauchten. Dies spricht also auch für eine cytoplasmatische Begrenzungsschicht des ruhenden Kernes. Die Achromatinstränge lassen, nach meiner Auffassung, abgesehen von der Schwierigkeit, sie zu färben, sich als ein Äquivalent dem sich verästelnden Lininkörper gegenüberstellen. Jedenfalls halte ich die „achromatischen Stränge" Stauffacher's auch für Linin (Plastin)

Was die Unterscheidung des Linins vom Cytoplasma anbelangt, so dürfte dieselbe in den höheren Verzweigungen schwierig werden. Morphologisch unterscheiden sich beide Substanzen dadurch, daß das Cytoplasma mehr fädiger Natur ist, nicht so grobkörnig wie Linin. Bei Congorotfärbung sieht Cytoplasma blaßrosa, Linin dagegen leuchtend rot aus. Mittels des Lichtfilters lassen sich sehr gut die ineinander übergehenden Farbenuancen verfolgen. Linin kann gelegentlich auch pseudopodienartige Fortsätze, die sich zu langen Fäden ausspinnen können, aussenden, welche Eigenschaft dem echten Cytoplasma abgeht.

Sphären und Archosomen. — Man war bisher gewöhnt, botanischerseits die extranucleare Spindelanlage bei den höheren Pflanzen aus den Cytoplasma-Lininfilz, der den aktivierten Kern umgibt, hervorgehen zu lassen. Beobachtungen, die zoologischerseits über den Beginn der Spindelanlage gemacht wurden, führten auf Körper zurück, die im Plasma der Zelle lagen und ein integrierender Bestandteil des Cytoplasmas sind. Diesen Körpern, als Sphären, Idiozome, Archoplasmen in der Zoologie bekannt, konnte ich analoge Gebilde in den Wandbelegen an die Seite stellen. Für tierische spermatogene Zellen hat Eisen festgestellt, daß die Sphären der Ernährung der Zentralspindelfasern sowohl wie der contractilen Fasern dienen, aber auch die Träger der Centrosomen[1]) sind. Diese sphärenartigen Gebilde in den Wandbelegen von *Fritillaria imperialis* bieten gar manche Analogieen mit den Sphären tierischer Zellen, sodaß ich mich der Einfachheit halber derselben Termini bedienen möchte, welche Eisen benutzt hat. Lauterborn[2]) führt übrigens die Entstehung der Centralspindel bei den Diatomeen ebenfalls auf ein Gebilde zurück, das, im Cytoplasma der Zelle liegend, durch Teilung des Centrosoms (Knospung) entstanden ist. An ruhenden Kernen konnte diese Spindelgrundlage vom Autor nicht wahrgenommen werden. Die Sphären liegen im Cytoplasma während des relativen Ruhezustandes in der Nähe des Kernes verteilt. Bei beginnender Aktivität nähern sie sich von verschiedenen Seiten dem Kerne. Schon bei noch jungen Sphären läßt sich eine konzentrische Schichtung erkennen. Völlig entwickelt sind besonders zwei Lagen deutlich zu sehen. (Fig. 8.) Die äußere Schicht, Plasmosphäre, für uns vorläufig nicht in Betracht kommend, soll nach Eisen bei den Oocyten die neue Kernhülle (die aber ein Bestandteil des Cytoplasmas ist), sowie die Mantelfasern liefern. Diese Plasmosphäre ist oft sehr ausgedehnt und unregelmäßig sternartig ausgezogen. Die innere Lage, Granosphäre, zeigt eine besonders körnige Beschaffenheit mit starker Tingierbarkeit. In der Granosphärenschicht befinden sich die Centrosomen. Hämatoxylin-Congorot färbt die Granosphärenbestandteile leuchtendrot, während die untereinander verbundenen Centrosomen tiefschwarz erscheinen. Auch Toluidinblau- sowie Methylenblau-Eosin geben charakteristische Färbung der Sphären. Die Plasmosphäre erscheint schwach himmelblau, während die Granosphäre sich veilchenblau bis violett tingiert. Die Tinktion der Centralspindelfasern ist die der Granosphäre. Mit Entwicklung der Sphären nehmen auch die eingeschlossenen Centrosomen an Zahl zu, analog der früher geschilderten Chromatinentwicklung in den Linin-Nucleolen. Da die Granosphäre, welche die Centrosomen birgt, sich Tinktionen gegenüber genau wie Linin verhält, so bin ich gerade nicht abgeneigt, qualitativ dieselbe mit dem Kern-Linin für identisch zu halten. Der Granosphären-Bestandteil der Sphären dürfte vielleicht dem Kern-Linin entstammen, und hatte demnach die Fähigkeit, Chromatin (also hier Centrosomen) zu erzeugen, behalten. Centrosomen und Chromatin halte ich stofflich für gleichwertig.

---

[1]) Einiges über Zell- und Kernstrukturen. (Zeitschrift für wiss. Zool. LXXIII. 1903. 3. p. 372, 374.)

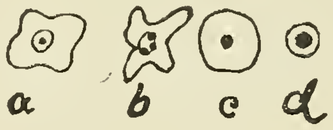
In vorgeschritteneren Prophasen werden nun Körper an den Polen der Centralspindel, sowohl wie an der Kernperipherie zwischen dem Kinoplasmafilze sichtbar, die ebenfalls verschiedene Schichten zeigen. Es sind dies die Archosomen. (Fig. 8, 9, 10.)

---

[1]) Eisen, l. c. p. 11.

[2]) Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. Leipzig 1896. p. 61. 62.

Diese Körper lassen bei stärkster Vergrößerung, (vergl. untenstehende schematisierte Textfiguren a, b, c, d) von außen die Centrosphäre erkennen, weiter folgt nach innen die „Somosphäre“ mit ein bis drei Centrosomen. Die Centrosphäre ist ohne Zweifel die selbstständigste dieser Schichten, denn sie ist durchaus amoeboider Natur. Je nach dem Grade der Aktivität treibt sie bald unregelmäßige Fortsätze, bald nimmt sie in der Ruhe Kugelform an. In dem Kugelformstadium ist die Somosphäre unsichtbar. Eisen[1]) weist darauf hin, daß mit Sicherheit diese Archosomen bei den höheren Pflanzen noch nicht gesehen worden seien. Die Veränderlichkeit dieser Körper bei *Fritillaria*-Kernen ist sehr in die Augen fallend. Bis in die späteren Prophasen hinein ist vorwiegend noch der die Centralfasern liefernde Granosphärenkörper zu erkennen, aber auch schon hier und da fertige Archosomen mit noch rundlichen, bisweilen schon pseudopodienartigen Centrosphären. (Fig. 8, 9, 10.) Während der ganzen weiteren Karyokinese bis vor Beginn der Anaphasen bleiben die Archosomen pseudopodienartig ausgebaucht. Erst wenn die Tochter-Chromosomen an Ort und Stelle angelangt sind, nähern sie sich wieder der Kugelform. Dies deutet auf einen Zusammenhang von Beziehungen der Archosomen mit der Spindeltätigkeit und der Chromosomenbeförderung hin, weshalb ich an geeigneter Stelle darauf zurückkomme. In der Ruhe ist häufig nur noch das Centrosom, kaum die Centrosphäre zu erkennen. (Vergl. Textfigur d.) Auch die Somosphäre ist nicht immer zu beobachten. Eisen[2]) sagt ferner, daß die Centrosphären meist rund abgebildet würden, was sie in vielen Phasen nicht seien. Sie wären vielmehr amoeboid. Auch glaubt Autor, daß die pseudopodienartigen Fortsätze der Centrosphäre locomotorische Organe wären. Der eben geschilderten morphologischen Variabilität der Archosome entsprechen die interessanten Beobachtungen Chamberlain's[3]). Der Autor sagt, daß während der ersten Teilungsphasen in keimenden Sporen wohl Centrosphären, aber keine Centrosomen zu sehen seien (siehe daselbst Fig. 12, 13, 17). Was der Autor als Centrosphären bezeichnete, dürften die Granosphären mit den versteckten Centrosomen gewesen sein. Meiner Ansicht nach dürften die Bestandteile der Granosphäre identisch mit denjenigen Bildungen sein, welche von Němec[4]) in vegetativen Zellen beobachtet wurden. Er sagt davon, daß sie centrosomartigen Charakter hätten, jedoch als in-



---

[1]) l. c. p. 9.

[2]) l. c. p. 39—40.

[3]) Mitosis of *Pellia*. (Decennial Publications of the University of Chicago. 1903.)

[4]) Über centrosomartige Gebilde in vegetativen Zellen der Gefäßpflanzen. (Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XIX. p. 301.)

dividualisierte Kinoplasmamassen zu deuten seien. Selbst Koernicke[1]), der doch bei wiederholter Untersuchung seines Materiales bei höheren Pflanzen keine Centrosomen finden konnte, weist darauf hin, daß im Cytoplasma öfter eigentümliche Bildungen beobachtet worden seien, die als Centrosomen verschiedentlich gedeutet wurden. Auch räumt Autor den Centrosomen mannigfaltige Gestaltung ein, jedoch werde in den seltensten Fällen eine vollkommene Ausbildung der von einer individualisierten Kinoplasmamasse umgebenen Körperchen erreicht. Nun, bei *Fritillaria* bietet die Variabilität dieser lange gesuchten Körper auch einen ziemlich großen Spielraum.

Für eine Reduktion bis auf das Centrosom tritt Miyake[2]) ein, der die bei Lebermoosen in Frage kommenden Körper nicht für wirkliche Centrosomen hält, sondern für Centren kinoplasmatischer Strukturen. Infolge der von mir gemachten Beobachtungen hinsichtlich der morphologischen Wandlung der Centren in den verschiedensten Phasen der Kernteilung bei *Fritillaria* schließe ich mich der Ansicht Ikeno's[3]) an.

Nach Belajeff[4]) existieren morphologische und dynamische Centren in den vegetativen Zellen der Gefäßkrypto- und Phanerogamen, aber es gehe ihnen die zu ihrem Nachweis nötige färbbare Substanz ab.

Ich möchte noch hinzufügen, daß ich im Januar 1905 an Präparaten von Pollenmutterzellen *(Lilium Martagon)*, die nach dem Dreifarben-Verfahren tingiert waren, sowie an *Fritillaria*-Wandbelegkernen die Centrosphären mit den Centralkörpern konstatieren konnte. Infolgedessen schrieb ich damals an Guignard, daß ich von der Richtigkeit seiner Annahme von Centrosomen bei höheren Pflanzen vollkommen überzeugt sei. Guignard schickte mir damals ein Exemplar der „Centres cinétiques chez les végetaux". An der Hand meiner Pollenmutterzellen-Präparate konnte ich seine Zeichnungen nur bestätigen. Genauere Details der Körper gelangen mir aber erst mit Hilfe der Eisen'schen Fixierungs- und Färbungsmethoden. Daß es sich hier um lokale Verdickungen der Hautschicht handle, an welche die Spindelpole inseriert wären, ist für mich ausgeschlossen. Von besonderem Interesse waren für mich die Figuren 8 und 9 der Tafel X, da hier die dichtere spindelfaserliefernde Granosphäre in der Umgebung der Polcentren mitgezeichnet schien.

Wie bereits mitgeteilt, entwickeln sich die Archosomen aus den Granosphärenkomplexen. Die von letzteren ausgehenden Fasern setzen schließlich an den Rand der Centrosphäre an. Die Archosomen spielen während des weiteren Verlaufes der Karyokinese eine vielseitige Rolle, wie aus ihrem Verhalten bei der Spindelfaseranlage, der Orientierung der Chromosomen, der Längsspaltung und der Wanderung der Tochterchromosomen hervorgeht und im folgenden Abschnitte erörtert werden soll.

---

[1]) Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. (Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XXI. 1903. Generalversammlungsheft.)

[2]) On the centrosomes of Hepaticae. The Botan. Magazine. (Tokio. Vol. XIX. 1905.)

[3]) Are the centrosomes in the antheridial cells of *Marchantia polymorpha* imaginary? (The Bot. Magazine. Tokio. Vol. XIX. 1905.)

[4]) Über die Centrosomen in spermatogenen Zellen. (Ber. d. D. bot. Ges. 1899.)

Spindelbildung, Chromosomen, Nucleolarsubstanz.

Die Sphären legen sich also dem Kerne an und breiten sich an diesem in der Weise aus, daß die Granosphäre demselben zugewendet ist, die Plasmosphäre jedoch nach dem Cytoplasma hin zu liegen kommt. Hinsichtlich dieser Orientierung betont Eisen[1]), daß dieselbe völlig dem Verlaufe der sich abspielenden Phänomene entspreche, indem die Plasmosphäre als äußere Lage für die spätere „Kernmembran" der Tochterkernanlagen Verwendung finde, die Granosphäre aber bei der Bildung des Spindelfaserkomplexes. Die stärkste Anhäufung von Granosphärensubstanz findet bei *Fritillaria*-Kernen an den Polen statt. Von dort aus nimmt sie auf beiden Flanken des Kernes nach dem Äquator hin ab.

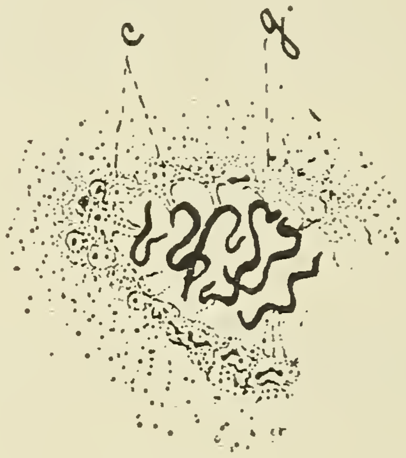


Fig. a.

Die äquatoriale Zone hat wieder etwas reichlicher von diesem Stoffe. Pseudopodienartig beginnt nun die Spindelbildung von der Granosphäre aus (Figur 9 und chematische Textfigur a.) c sind die Archosomen mit Centrosphären und Centralkörpern, g die umgebende Granosphärenmasse.) Die körnigen Fasern dringen von allen Seiten in das Kerninnere ein, und setzen an die Chromosomen an. Im weiteren Verlaufe streckt sich die Granosphäre des einen Poles sehr beträchtlich, während die des anderen relativ zurückbleibt. Auch von diesem Pole strahlen die Granosphärenfasern in das Kerninnere. Der Kern erhält eine flaschenförmige Gestalt (Fig. 10).

Auch die Chromosomen dokumentieren den polaren Gegensatz durch eine Schwenkung nach beiden Polen. Im Äquator selbst werden in einem späteren Stadium alle Chromosomen mit ihrem einen Ende rings um denselben inseriert, während die anderen Enden sich allmählich den beiden Polen zu strecken. Diese Orientierung der Chromosomen resultiert einerseits aus der polwärts erfolgenden Bewegung derjenigen Archosomen, welche mit ihnen durch die Fasern verbunden waren, andererseits durch Archosomen, welche sich im Äquator auf den Centralfasern festgesetzt hatten, und daselbst die Insertionspunkte der Chromosomen darstellten. Mit Fertigstellung der centralen Spindel ist auch der größte Teil der Granosphärensubstanz verbraucht worden. Die Archosomen liegen nunmehr an der Spitze der einzelnen Spindelbündel, welch letztere nach und nach verschmelzen. Hiermit verschmelzen auch die Archosome der Nebenbündel mit den beiden Hauptarchosomen der Centralspindel. Somit ist das Kernplattenstadium erreicht (Fig. 11). Sehr gut sind auch die Granosphären (Polkappen) an den Polen der fusiformen Körper im Blute von *Batrachoseps*[1]) zu beobachten, wo der größte Teil von der Granosphärenschicht eingenommen wird.

---

[1]) l. c. p. 13.

Die Insertions-Archosome im Äquator stellen bisweilen einen stark lichtbrechenden Ring dar, welcher die Spindel einzuschnüren scheint. Dies war auch Sypkens[2]) aufgefallen, ohne daß der Autor sich die Bedeutung desselben erklären konnte. Nach Verbrauch der Granosphärensubstanz nehmen nunmehr alle Centralfasern der Spindel den Ausgangspunkt vom Rande der Centrosphäre aus.

Die kontraktilen Fasern (Zugfasern) nehmen ebenfalls ihren Ursprung von Archosomen, welche auf dem Zentralspindelkonus verteilt liegen. Sie sind zur Zeit des Kernplattenstadiums ausgebildet, und werden später wie die Centralfasern angelegt. Die „Zugarchosome“ entstammen dem Anschein nach den polaren Granosphären (Fig. 10, 11). Im Kernplattenstadium sind die Zugfasern besonders deutlich zu sehen, da sie sich dunkler tingieren und fibrillärer Natur sind. Sie erfassen nach vollzogener Längsspaltung die Tochterchromosomen und ziehen sie durch Verkürzung den Polen zu. Die hierbei erst sichtbar werdende perlschnurartige Verdickung zeigt den fibrillären Charakter analog den bei tierischen Karyokinesen auftretenden Zugfaserstrukturen.

Nach dem Erfassen der Tochterchromosomen durch die Zugfibrillen nehmen die Zugarchosomen stark amöboide Form an. Man sieht förmlich, wie sie in verschiedenen Höhen auf dem Centralspindelkonus den Polen zugleiten (Fig. 12). Nach Eisen ist bei *Batrachoseps* für Centralspindel wie Zugfibrillen nur ein Hauptarchosom an je einem Pole vorhanden, indem alle Fasern von diesen beiden Centren ihren Ausgangspunkt nehmen. Ob mit der Volumveränderung der Archosome hinsichtlich der Vergrößerung oder Verminderung der Centrosphäre eine Substanzzunahme durch Fasermasse im Sinne Strasburger's[3]) vorliegt oder regulative Vorgänge anderer Art, muß ich dahingestellt sein lassen. Einer Vergrößerung der Zugarchosomen entspricht eine Verkürzung der Zugfibrillen. Hier wäre immerhin auch möglich, daß seitens der Zugarchosomen den Fibrillen Wasser temporär entzogen würde. — Das Verhalten aller bei der Bildung des gesamten Spindelfaserkomplexes beteiligten Faktoren, besonders das Wandern der Zugarchosomen nach den Polen, zeigt ein den Lebensäußerungen niederster Plasmamassen so auffallend ähnliches Gebahren, daß man den ganzen Aufbau im Wesentlichen mit der vitalen Tätigkeit solcher vergleichen möchte. Eine rein physikalisch-mechanistische Erklärung des Phänomens dürfte jedenfalls seine Schwierigkeit haben.

---

[1]) Eisen, Plasmocytes. (Proceedings of the California Academy of Sciences. Zool. Ser. III. Vol. I, 1. 1897.)

[2]) Die Kernteilung bei *Fritillaria imperialis.* (Extr. du Rec. des trav. neérl. No. 2. 1904.) [Inaug.-Diss.]

[3]) Über Reduktionsteilung etc., p. 142.

Die Chromosomen zeigen, was die Art des Transports nach den Polen der Spindel anlangt, eine große Unselbständigkeit. Vielleicht könnte aber der Gedanke einer Symbiose niederster Lebewesen mit dem pflanzlichen Protoplasma hier für die Archosomen günstiger liegen als für die Chromosomen, wie Boveri[1]) anzunehmen geneigt war.

Für den amöbenartigen Charakter der Archosome spricht auch ihr proteusartiges Verhalten. Es würde zum Beispiel das Kugelstadium in der Ruhe etwa dem Cystenstadium einer Amöba entsprechen.

Was nun den Vorgang der Längsspaltung der Chromosomen anbelangt, so ergaben sich einige Beobachtungen, welche das von Heuser[2]) seinerzeit klargestellte Phänomen näher zu erklären geeignet sein dürften. Der Längsspaltung geht eine Verkürzung der Chromosomen in ihrer Längsaxe, und damit eine bandartige Verbreiterung derselben voran. Auf sehr guten Präparaten sieht man nun, wie nach vollzogener Spaltung die Tochterchromosomen an je einem Archosom inseriert sind. Die zwei neuen Archosomen können nur durch Teilung des primären hervorgegangen sein. Nun entfernen sich die Tochterarchosomen vom Äquator der Centralspindel etwas nach beiden Polen hin. So kommen jetzt die Chromosomenhälften in den Bereich der Zugfibrillen, von denen sie erfaßt und nach den Polen gezogen werden (Fig. 12).

Nach Eisen geschieht das Erfassen der Tochtersegmente bei den spermatogenen Zellen von *Batrachoseps* mittels eines feinfädigen Gabelapparates. Ich glaube denselben auch bei *Fritillaria* gesehen zu haben. Die Größe der hakenförmigen Krümmung der Tochterchromosomen hängt davon ab, wo letztere erfaßt wurden. Es kommt hierzu noch der mechanische Widerstand seitens der Spindelfasern. Die Zugarchosomen bilden ihre pseudopodialen Fortsätze, die Zugfasern verkürzen sich, und so gleitet der ganze Apparat den Polen zu. Auch Boveri[3]) hat bei Seeigeleiern beobachtet, daß der Transport der Tochterchromosomen auf „materiellem“ Wege erfolge. Durch die Entfernung und Formveränderung der Sphären kämen die Chromosomen an die richtige Stelle. Sind die Chromosomen an Ort und Stelle angelangt, so verschwinden die Zugfasern. Sie werden nach meinem Dafürhalten wieder in

---

[1]) Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena 1904.

[2]) Beobachtungen über Zellkernteilung. (Bot. Centralblatt. Bd. 17. 1884.)

[3]) l. c. p. 81.

Granosphärenmasse umgewandelt, wofür eine starke Anhäufung dieser Substanz in den betreffenden Teilungsstadien spricht. Die Hauptarchosomen und Zugarchosomen liegen in dieser wieder eingebettet. Allmählich nähern sich auch die in der Nähe des Äquators befindlichen „Insertions“-Archosomen und legen sich in den Telophasenstadien dem unteren Rande des Tochterkernes an (Fig. 14).

Daß die Plasmosphäre, wie es bei tierischen Auxocyten der Fall sein soll, die neue Kernhülle bildet, konnte ich nicht feststellen. Die Bildung der dem Cytoplasma angehörenden Tochterkernhüllen vollzieht sich zwischen Anaphasen- und Telophasenstadium so schnell, daß dies nicht mit Sicherheit festgestellt werden konnte. In den Telophasen beginnen die Tochterkerne von außen nach innen sich wieder auf das Volum des Mutterkernes zu entwickeln. An den die Vertiefung der Kerne bildenden Partien findet ein Aufblähen statt, während die Mitte noch die zusammengedrängten Chromosomen aufweist. Daß die Auflösung der Chromosomen in die Netzwerkanastomosen nicht allein die Volumzunahme der Tochterkerne bewirkt, sondern daß auch von der dichten umgebenden Masse (vielleicht Linin) ein Teil aufgenommen wird, geht aus der Abnahme der letzteren hervor. Zuletzt wird auch im mittleren Teile des Kernes das Netzwerk wieder annähernd hergestellt (Fig. 14). Hierbei konnte man in den aufgebauschten Kanten sehr schön die Abgabe des Reservechromatins in Form von Nucleolenbildung verfolgen. — Auf Archosomen und Zugfibrillen wurden Pollenmutterzellen von *Lilium Martagon* untersucht. Es ergaben sich dieselben Verhältnisse wie bei *Fritillaria*. Im Kernplattenstadium waren die Centralspindeln, je nach dem Stande der Bündelfusion, in ein, zwei und drei Archosome vereinigt. Auf dem Spindelkonus lagen kleinere Archosome mit Zugfasern fibrillärer Natur. Ein Querschnitt ließ die Insertionen der Fibrillen an den Chromosomen erkennen. (Fig. 15, 16.)

Chromosomen, Nucleolen.

Eisen betont die innigen Beziehungen zwischen den Chromoplasten und den Chromosomen in den verschiedensten Kernteilungsphasen der spermatogenen Zellen von *Batrachoseps*. Unabhängig von ihm machte Stauffacher[1]) auf die „richtende Kraft“ des Nucleolus für das Chromatin aufmerksam. Die zarten Verbindungen zwischen beiden Faktoren ließen auf einen Substanzübertritt zu den Chromosomen mit ziemlicher Sicherheit schließen. In den Prophasen der Wandbelagkerne von *Fritillaria* fällt natürlich infolge der vielen Nucleolen die „richtende Kraft“ nicht sofort ins Auge, jedoch sieht man in bestimmten Prophasen die Kernkörperchen an einer Seite des Kernes zusammengedrängt. Hierbei haften einem jeden Nucleolus etwa drei bis fünf Chromosomenschleifen an.[2]) Bei

---

[1]) l. c. p. 371.

[2]) v. Derschau, Wanderung nucleolarer Substanz während der Karyokinese etc. (Ber. d. D. bot. Ges. Bd. XXII. 1904. 8.)

Taxodium sah Coker[1]) die Nucleolen direkt in die Chromosomen übergehen. H. Wager[2]) charakterisiert die Wechselbeziehungen zwischen Chromosomen und Nucleolen in den Telophasen der Kerne dahin, daß erstere sich zu dicken Fäden vereinigten, woraus dann der Nucleolus und das Netzwerk des Kernes hervorgingen. Dieser Anschauung trete ich, was die Neubildung der Nucleolen in den Telophasen anlangt, gern bei. Im Verlaufe dieser trat der überschüssige Bestand an chromatischer Masse aus den Chromosomen in Gestalt von Kernkörperchen wieder in die Erscheinung. Sypkens[3]) läßt es dahingestellt sein, ob die Nucleolen an der Bildung der Chromosomen teilnehmen.

Thomas Martins Mano[4]) kam zu der Anschauung, daß in den Telophasen die Chromosomen sich strecken und in mannigfaltiger Weise anastomosieren. Zwischen ihnen traten Nucleolen auf, welche sich nur schwach färbten, deren Tinktionsfähigkeit aber allmählich wuchs. Dieser Vorgang scheint mir sehr natürlich zu sein, da die kleinen Nucleolen eben noch nicht soviel Reservesubstanz enthalten können als die großen, und demgemäß die Tinktion auch ausfallen muß. Auch beobachtete der Autor, daß mit Verminderung des Chromosomeninhaltes die Masse der Nucleolarsubstanz zunehme.

Goldschmidt[5]) betont, daß Nucleolus und Chromatin in sehr nahen Beziehungen zu einander ständen; an der Bildung der Chromosomen beteilige sich der Nucleolus gerade so, wie das Chromatin des Kerngerüstes. Miyake[6]) beschreibt bei *Fegatella conica* einen sehr starken Nucleolus, während gleichzeitig das Netzwerk sehr arm an Chromatin sei. Der Autor glaubt deshalb, daß der Nucleolus zur Bildung der Chromosomen beitrage. Der von mir beobachteten Insertion von vier bis fünf Chromosomenschleifen an einem Nucleolus entsprechen die Mitteilungen Eisen's[7]), wo in Prophasen der Auxocyten von *Batrachoceps* die Chromosomen regenschirmartig am Chromoplasten befestigt sind. Dem Anhaften nucleolarer Teilstückchen an den Chromosomen wurde von mir besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Hier und da glaubte ich in Metaphasenstadien in dem keulenartig angeschwollenen Ende eines Chromosomes das gesuchte Kernkörperstückchen gefunden zu haben. Mit Sicherheit ließ sich dies Phänomen nicht durchweg beobachten, um einen dem Chromoplasten-Partikel analogen Körper festzustellen. Heuser hält es nicht für unmöglich, daß ein Analogon vorliege. Physiologisch dürften ja die Partikel der Nucleolarsubstanz der weiteren Ernährung der Chromosomen dienen. Als ernährend wirksam sind hier die tiefschwarz sich bei Eisenhämatoxylin tingierenden Körper der Nucleolen gemeint. (Vergl. Fig. 3.) Jedenfalls sind Chromatin und die eben erwähnten Körper der Nucleolen als individuell verschieden noch nicht nachgewiesen worden. Für die Identität beider aber spricht die Bildung des Chromatins aus den ursprünglichen Lininnucleolen. Auch nach Strasburger¹) decken sich Nucleolarsubstanz und Chromatin in ihren chemischen Reaktionen.

---

[1]) On the gametophytes and embryo of *Taxodium*. (Bot. Gaz. Vol. 36. 1903.)

[2]) The nucleolus and nuclear division in the root apex of *Phaseolus*. (Ann. of Bot. XVII. 1904.)

[3]) l. c. p. 12.

[4]) Nucléoles et chromosomes dans le méristeme radiculaire de *Solanum tuberosum* et *Phaseolus vulgaris*. (La Cellule. XXII. 1904.)

[5]) Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus*. (Zool. Jahrb. für Anat. und Ontog. der Tiere. Bd. XXI. 1905.)

[2]) On the centrosomes of *Hepaticae*. (Bot. Magazine. Tokio. Vol. XIX. 1905.)

[7]) l. c. p. 103. Vergl. daselbst Taf. III, Fig. 20, 23 etc.

Strasburger²) gelangte hinsichtlich des Verhaltens von Chromosomen zu den Nucleolen auf Grund eigner Untersuchungen im Großen und Ganzen zu Resultaten, die den hier ausgesprochenen Ansichten gleichen. Als besonders charakteristisch für die Beziehungen beider Kernbestandteile betont Miyake³) die Prophase, wo Chromosomen und Nucleolen auf einer Seite des Kernraumes stark zusammengedrängt liegen.

Das von Eisen zoologischerseits und von mir bei *Fritillaria* beobachtete schirmartige Anhaften der Chromosomen an den Chromoplasten resp. den Nucleolen sah Miyake in ähnlicher Weise bei *Galtonia* und *Tradescantia*. Die Nucleoli standen mit einem oder mehreren Chromosomenpaaren in näherer Verbindung. Dieselben schienen bisweilen mit den Kernkörperchen verklebt zu sein. — Um nun noch einmal auf die Frage der Beziehungen der Nucleolen zur Spindelbildung zurückzukommen, so glaubt Miyake, daß die Kernkörper bis zum Beginn der Spindelanlage unversehrt blieben und der Zerfall in Stückchen erst mit diesem Zeitpunkt anfange. Mit der Spindelbildung verschwänden diese Teilchen. Wenn ich nun allerdings der Ansicht bin, daß Grundlage und Baumaterial des Spindelapparates auf extranucleolare Gebilde zurückzuführen sind, so braucht es darum nicht unwahrscheinlich zu sein, daß auch die Nucleolen bis zu einem gewissen Grade den Spindelbildungsprozeß innerhalb des Kernes unterstützen. Ich vermute, daß die Lininsubstanz des Nucleolus dann Verwendung finden dürfte. Auf einem Safranin-Gentiana-Orange-Präparate konnte ich ein Nucleolus-Partikelchen beobachten, das auf einer Spindelfaser lang ausgezogen war. Die pseudopodienartigen Fortsätze zeigten die Lininfärbung, während der sogenannte chromatische Teil scharf begrenzt die Mitte des Partikels einnahm. Jedenfalls aber wird bei weitem die Hauptmasse der Nucleolen zur Bildung und Ernährung der Chromosomen verwendet. Einige morphologische Beobachtungen über die Struktur der Chromosomen möchte ich noch hinzufügen.

Strasburger⁴) hat für *Galtonia candicans* festgestellt, daß bei der endgiltigen Gestaltung der Chromosomen alles noch vorhandene Zwischengerüst eingezogen wird und ihre Umrisse geglättet werden, sodaß nur noch die Kernkörperchen in der Kernhöhle zu

---

¹) Bot. Praktikum. 3. Aufl. 1897.

²) Typische und allotypische Kernteilung. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. 1905. p. 32.)

³) Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monocotyledonen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. 1905. p. 88.)

⁴) Typische und allotypische Kernteilung. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. 1905. p. 14.)

sehen sind. Nach Eisen'scher Methode gefärbt, wird das Zwischengerüst zerrissen, welches sich mit Congorot recht stark tingiert. An den noch ziemlich eckigen, unregelmäßigen Chromosomenschleifen hafteten die Lininfetzen noch dran. Etwas ältere Schleifen dagegen waren schön geglättet durch eine rotgefärbte Hülle. Dies deutet darauf hin, daß zu dieser die anhaftenden Lininpartikel verwendet wurden. Bei guter Eisenhämatoxylin-Congo-Tinktion und brauchbaren optischen Hilfsmitteln lösen sich die „Chromatinscheiben" in Chromatinkörnerkomplexe von bestimmter Lagerung auf. Bald scheinen die Körner, wie auch Mabel Merriman[1]) berichtet, tetraedrisch verteilt zu sein, teils liegen sie zu beiden Seiten der Chromosomenhülle angeordnet. Die Ortsveränderung, die dieselben im Chromosom vornehmen können, beruht vielleicht auf der Tätigkeit zarter Lininfäden, welche die Chromatinkörner untereinander verbinden. Meist wird jedoch die Orientierung auf beiden Seiten der Hüllen beobachtet, so z. B. auch vor der Längsspaltung der Chromosomen. In den späteren Prophasen ist bei sehr starker Vergrößerung die Einteilung der Chromosomen, in Chromomeren, wie Eisen sich ausdrückt, sehr schön zu sehen. In zwei Reihen erscheinen die Chromatinkörner dann in den Chromomeren angeordnet.

Zusammenfassung.

Sowohl zoologische wie botanische Beobachtungen weisen darauf hin, daß die gewöhnlich als Nucleolen bezeichnete Kernsubstanz ihren Ursprung Lininkomplexen verdankt. Die Entwicklung aus Lininnucleolen zu den definitiven, beruht meines Erachtens nach auf Umwandlung von Linin in Chromatin, wobei im Verlauf der Metamorphose ein anderer Körper, „Chromoplasma", in den Kernkörpern auftritt. Auch deuten die sich vielfach wiederholenden Kern- und Zellteilungen in pflanzlichen Geweben darauf hin, daß eine Regeneration der Vererbungssubstanz während dieser Prozesse stattfinden muß. Diese Regeneration findet aus dem Linin heraus statt. Das Linin seinerseits ist aber wieder auf das den Kern umgebende Cytoplasma angewiesen, mit dem es darum auch in engster organischer Verbindung steht.

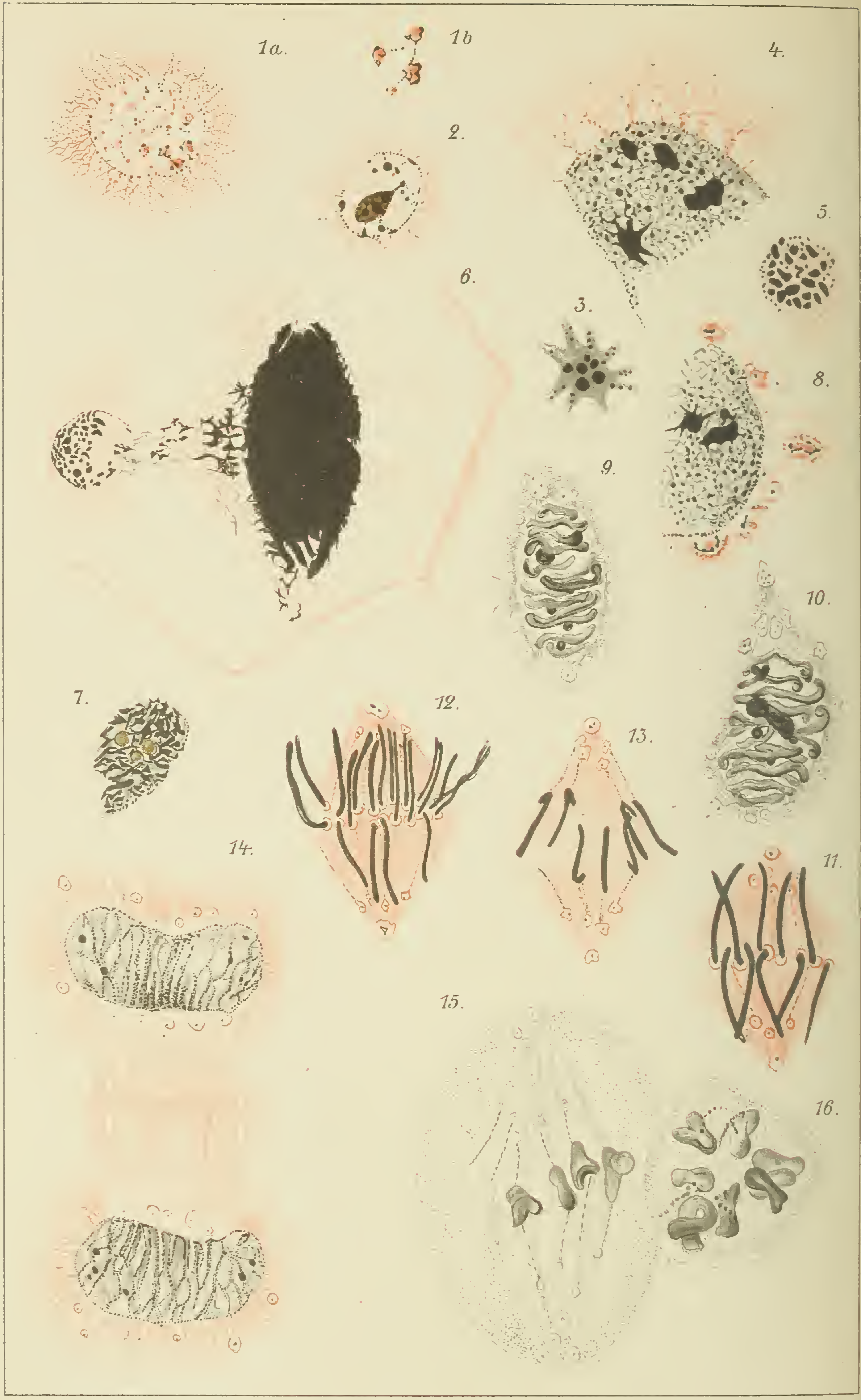
Chromatinmangel kann, wie wir gesehen haben, seinen Grund in pathologischen Vorgängen haben. Aber auch auf natürlichem Wege kann Mangel an diesem Stoffe durch allmählichen Verbrauch des Cytoplasmas entstehen. Dieser Mangel wird dann dadurch paralysiert, daß die Kerne angrenzender Gewebe den eigenen Chromatinvorrat direkt an die darbenden abgeben können.

Die Spindelbildung bei den höheren Pflanzen geht wie bei den niederen unter der Ägide von extranuclearen stofflichen Grundlagen (Sphären) aus. Letztere enthalten die Archosomen, welche als spätere Ausgangspunkte der Centralspindelfasern sowohl, wie auch bei der Orientierung und dem Transporte der Chromosomen von besonderer Bedeutung sind. Diese Archosomen besitzen eine

---

[1]) Siehe Strasburger, l. c. p. 15.

[illegible]


1a.
1b
2.
4.
5.
6.
3.
8.
9.
10.
7.
12.
13.
14.
11.
15.
16.

M. v. Derschau gez. Verlag von C. Heinrich in Dresden-N. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

amoeboide Centrosphäre, Somosphäre mit ein bis mehreren Centrosomen. Bei der einfachen Längsspaltung geben äquatorial gelagerte Archosomen den ersten Anstoß. An kleineren Archosomen inserierte Zugfasern fibrillärer Natur erfassen die Tochterchromosomen und ziehen sie nach den Polen.

Die morphologische Wandlung der Centrosphäre ist recht bedeutend, so daß während der Aktivität der Archosomen ein Vergleich mit kriechenden Amoeben nahe liegt. Während einerseits die Beziehungen zwischen Chromosomen und Nucleolen klar zu Tage liegen, möchte ich andererseits die Beteiligung letzterer an dem Spindelaufbau bis zu einem gewissen Grade aufrecht erhalten.

Was die Struktur der Chromosomen anbetrifft, so findet die Glättung durch anhaftende Lininfetzen in den späteren Prophasen statt. In diesen kann man die Einteilung der Chromosomen in Chromomeren mit den wandständigen Chromatinkörnern deutlich sehen. Die Chromosomen umgibt eine ziemlich derbe Lininhülle.

Erklärung der Figuren.

Die Figuren 1, 4—14 wurden bei Zeiß, $^1/_{40}$ apochrom. Öl-Immersion und Comp. Ok. 6, Fig. 2, 3 bei Zeiß $^1/_{40}$ apochrom. Öl-Immers. und Comp. Ok. 12 gezeichnet. Die feinere Ausführung konnte jedoch nicht mit Hilfe des Abbéschen Zeichenapparates wiedergegeben werden. Die Figuren beziehen sich alle auf Wandbelege von *Fritillaria imperialis* mit Ausnahme von Figuren 15, 16, welche Pollenmutterzellen von *Lilium Martagon* angehören. Figuren 15, 16 Zeiß $^1/_{40}$ apochrom. Öl-Immers. und Comp. Ok. 18.

Fig. 1 a). Entwicklung von Chromatin aus Lininklümpchen. b) Dasselbe vergrößert.

Fig. 2. Ähnlicher Kern (Karyomerit) mit stärkerer Chromatinbildung und Chromoplasma im Nucleolus.

Fig. 3. Entwickelte Nucleolus mit Reserve-Chromatin in Chromoplasma.

Fig. 4. Austritt von Linin in das Cytoplasma.

Fig. 5. Integumentkern (gereizter Zustand) mit beginnendem Austritt des Linins.

Fig. 6. Ernährung eines Wandbelegkernes (Kernplattenstadium) durch den tiefer liegenden Integumentkern mittels dessen chromatischer Substanz.

Fig. 7. Fast entleerter Integumentkern, die Nucleolen nur noch mit Chromoplasma erfüllt.

Fig. 8. Sphären in der Nähe des Kernes. Äußere Schicht Plasmosphäre, innere Granosphäre mit Centrosomen.

Fig. 9. Allmähliches Wachstum der Granosphären (Polkappen) und Beginn der Spindelbildung.

Fig. 10. Vorgeschritteneres Stadium.

Fig. 11. Kernplatten-Stadium mit Haupt-Archosomen, fibrillären Zugfasern und deren Archosomen, ferner im Äquator Insertions-Archosome.

Fig. 12. Längsspalten, vollendet.

Fig. 13. Erfassen der Tochterchromosomen durch die contractilen Zugfasern.

Fig. 14. Die beiden Tochterkerne (Telophasenstadium) mit den ihnen anliegenden Archosomen.

Nachtrag.

Kurz nach Beendigung dieser Abhandlung erschien eine Veröffentlichung Koernicke's[1]) „Centrosomen bei Angiospermen?" Verfasser nimmt daselbst Bernard gegenüber seinen bekannten Standpunkt[2]) in der Centrosomenfrage ein und sucht nach nochmaliger Revision seiner Präparate die Annahme Bernard's zu entkräften. Auf Grund meiner gewonnenen Resultate muß ich der Ansicht Bernard's beitreten.

Auerbach (Hessen), im September 1906.

---

[1]) Flora. Bd. 96. Heft 2. 1906.

[2]) Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. (Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. XXI. 1903. Generalversammlungsheft.)

Zur Frage nach der Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich.

Von

Friedrich Laibach.

Mit Tafel VIII.

Die Frage, ob die Chromosomen, wie sie uns in den Mitosen entgegentreten, auch im ruhenden Kerne als „Individuen oder elementarste Organismen", wie Boveri[1]) sich ausdrückt, „ihre selbständige Existenz führen", oder ob sie im Gerüstwerk des ruhenden Kernes „untergehen", ist für unsere Auffassung von der Konstitution des Zellkernes, sowie für jeden Versuch einer Deutung der Vererbungs- und Bastardierungserscheinungen auf morphologischer Grundlage eine Frage von fundamentaler Bedeutung. Sie ist aber trotz der mannigfachsten Versuche, die besonders von Zoologen, aber auch von Botanikern gemacht worden sind, bis auf den heutigen Tag nicht gelöst. Zwar steht wohl die Mehrzahl der Forscher in Anbetracht der vielen für die Hypothese sprechenden Tatsachen heute auf dem Standpunkt der Chromosomen-Individualität, ja Boveri, der Begründer der Hypothese, hält dieselbe durch das große Beweismaterial für so erhärtet, daß er „nicht mehr lediglich von einer Hypothese, sondern von einer Theorie"[2]) reden zu können glaubt. Andererseits macht sich aber auch gerade in letzter Zeit besonders von zoologischer Seite eine starke Opposition geltend.

Gehen wir zunächst näher auf das Wesen der Frage ein, so handelt es sich im Grunde darum, ob man mit den Anhängern der Individualitätshypothese anzunehmen hat, daß, wie O. Hertwig[3]) es ausdrückt, jedes Chromosom für sich „einen absolut festen, taktischen Verband" darstellt, „in welchem eine Summe von Einheiten im Laufe von vielen Zellengenerationen zusammengehalten werden", oder ob, wie die Gegner meinen, „das Chromosom als „ein taktischer Verband" anzusehen ist, der nur in besonderen Umständen in Kraft tritt, und in welchem sich die elementaren Einheiten sammeln, um besondere Funktionen zu erfüllen, wobei es gleichgiltig ist, ob die Sammlung immer in derselben Ordnung wie bei anderen Gelegenheiten stattfindet".

---

[1]) Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena 1904. p. 9.

[2]) l. c. 1904. p. 21.

[3]) Allgemeine Biologie. 2. Auflage des Lehrbuches „Die Zelle und die Gewebe". Jena 1906. p. 207.

Diese Formulierung der Frage stützt sich auf die Weismann'sche Anschauung, nach der man sich den Kern aus einzelnen selbständigen Vererbungsträgern zusammengesetzt zu denken hat. Diese Vererbungsträger, die „Determinanten", wie Weismann, oder die „Pangene", wie De Vries sie nennt, hat man sich — das geben auch die Autoren zu, die den Chromosomen die Individualität absprechen — als Individuen vorzustellen, die wachsen und sich teilen können. In ihnen haben wir die letzten Individuen der Zelle vor uns. Darüber, ob für jede isoliert vererbbare Eigenschaft eines Organismus nur ein solches Pangen in den Kernen der gametophyten bezw. zwei, je ein vom Vater und von der Mutter stammendes, in den Kernen der sporophyten Generation vorhanden sind, oder aber, ob jede Eigenschaft durch mehrere Pangene vertreten ist, darüber ist man sich nicht einig, obwohl im Hinblick auf das Mendel'sche Spaltungsgesetz eine andere Anschauung als die erstere kaum möglich ist. Denn alle Erklärungsversuche der Mendel'schen Spaltungsregel, unter der Annahme, daß im Kern mehrere unter sich gleiche Pangene vorhanden sind, sind unzulänglich.[1] Die Spaltung bei Monohybriden läßt sich wohl noch erklären, bei Di- und Polyhybriden aber versagen die Theorien. Hingegen finden bei Annahme qualitativer Verschiedenheit der Pangene eines Kernes die Mendel'schen Fälle leicht eine ungezwungene und vollständige Erklärung.[2]

Man sieht nun fast allgemein das Chromatin als die Vererbungssubstanz an und hat daher, wenn man von Autonomie der

---

[1] So hat J. Groß (Biol. Centralblatt, Juliheft 1906. p. 405 und 406) kürzlich eine Erklärung der Mendel'schen Regeln versucht unter der Annahme, daß die Chromosomen zwar unter sich ungleichwertig sind, jedes aber aus lauter gleichen Iden besteht. Jedes Pangen ist also so oft vertreten, als Iden im Chromosom vorhanden sind. Gegen diese Vorstellung läßt sich schon einwenden, daß es unmöglich dazu paßt, daß nahverwandte Pflanzen, wie die beiden von Rosenberg (Das Verhalten des Chromosoms in einer hybriden Pflanze. Sonderabdruck aus den Berichten d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1903) untersuchten *Drosera*-Arten, ungleich viele Chromosomen besitzen. Aber auch abgesehen davon, findet die Mendel'sche Spaltungsregel keine vollkommene Erklärung bei der Groß'schen Anschauung. Groß nimmt nämlich an, daß zwischen den homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen nicht erst in der Reduktionsteilung, sondern schon in allen früheren vegetativen Teilungen ein Austausch der Iden stattfinden kann, vorausgesetzt, daß die Eltern des Organismus sich in allen wesentlichen Stücken gleichen, und somit auch die homologen väterlichen und mütterlichen Iden einander sehr ähnlich sind. In den Mendel'schen Fällen glaubt Groß zwischen den Iden, die die Determinanten des spaltenden Merkmalpaares enthalten, einen solchen Gegensatz annehmen zu müssen, daß ein gegenseitiger Austausch nicht mehr stattfindet. Die homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen, die diese sich abstoßenden Iden enthalten, bleiben stets ungemischt, auch in der Reduktionsteilung, sodaß reine Gameten entstehen. Diese Erklärung Groß's paßt, so lange man bloß Monohybriden in Betracht zieht, erweist sich aber sofort als unhaltbar bei Dihybriden und Polyhybriden, bei denen die entsprechenden Merkmalspaare bekanntlich unabhängig voneinander spalten. Denn man braucht ja nur anzunehmen, daß die beiden spaltenden Merkmale eines Dihybriden in einem Chromosom vereinigt sind, so kann bei der Groß'schen Auffassung von einer unabhängigen Spaltung schon nicht mehr die Rede sein.

[2] Vgl. Strasburger, E., D. stoffl. Grundlagen d. Vererb. i. org. Reich. Jena 1905.

Chromosomen spricht, vor allem die Kontinuität der chromatischen Substanz im Auge, ungeachtet dessen, daß gewisse Erscheinungen nicht recht in Einklang mit dieser Auffassung stehen und darum von den Gegnern der Individualitätshypothese als Beweise gegen dieselbe ins Feld geführt werden. So führt V. Häcker[1]) an, daß „in den meisten Fällen nur ein Teil der Grundsubstanz der alten Chromosomen bezw. Idiomeren oder Kernbezirke in die Differenzierung der neuen Chromosomen eingeht", doch will er in richtiger Würdigung der vielen für die Individualität sprechenden Tatsachen die Giltigkeit der Hypothese nicht in Zweifel ziehen, und glaubt, man könne die Schwierigkeiten umgehen, wenn man den Schwerpunkt der Kontinuitätsfrage von dem Chromatin auf das Achromatin oder Linin verlegt. Doch man empfindet, daß durch eine solche Hilfshypothese die Frage nicht in befriedigender Weise gelöst wird. Denn die erste Bedingung für die Autonomie der Chromosomen ist doch die Kontinuität der Vererbungssubstanz. Als solche kann aber nach der jetzigen Anschauung, die wir über die Kernsubstanzen haben, das Linin nicht gelten. Eine Verständigung läßt sich vielleicht erzielen, wenn man sich inbezug auf die Bedeutung des Chromatins auf den neuerdings von Strasburger[2]) vertretenen Standpunkt stellt. Aus der Beobachtung, daß in den Prophasen der Kernteilung mit zunehmender Tinktionsfähigkeit der Chromosomen die des Nucleolus abnimmt, während in den Telophasen das Umgekehrte der Fall ist, schließt Strasburger, daß die starke Tingierbarkeit der Chromosomen durch eine dem Nucleolus entstammende Substanz hauptsächlich bedingt sei, und „nicht allein, ja, nicht einmal vorwiegend, von jenen Elementen herrühre, denen sie verdanken, Träger der Erblichkeit zu sein". „Die Imprägnierung der Chromosomen mit den stark tingierbaren Substanzen mag dem Zwecke der Ernährung der Pangene dienen". Diejenige Substanz, die man bis jetzt als Chromatin bezeichnet hat, hätte man demnach in Idio- und Trophochromatin zu scheiden. Für eine Individualität der Chromosomen wäre aber bloß die Kontinuität des Idiochromatins, also nur eines Teiles des „alten" Chromatins, erforderlich.

Ich gehe hier nicht näher auf die Gründe ein, mit denen die Gegner der Individualitätshypothese die Unhaltbarkeit derselben beweisen wollen. Fick[3]) hat sie in seiner Arbeit „Betrachtungen über die Chromosomen etc." zusammengestellt und kommt zu dem Schluß, „daß man ein Ding, das sich vollständig umwandelt und für das Mikroskop eventuell unnachweisbar werdend, verschwindet, auch wenn es später wieder „„in der alten Gestalt auftaucht"", nicht für ein „„selbständiges Lebewesen"", einem Proto- oder gar

---

[1]) Häcker, V., Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Jena 1904.

[2]) Strasburger, E., Typische und allotypische Kernteilung. (Separatabdruck a. d. Jahrbüchern f. wiss. Bot. Bd. XLII. 1905. Heft I.)

[3]) Fick, R., Betrachtungen über die Chromosomen, ihre Individualität, Reduktion und Vererbung. (Sep.-Abdr. a. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. Suppl. 1905.)

Metazoon vergleichbar halten kann, wie es von Boveri mit den Chromosomen geschieht. Es kann sich vielmehr bei einem solchen Ding nur um eine vorübergehende Bildung, um ein temporäres Gebäude zu einem bestimmten Zweck handeln". Ich glaube, eine solche Anschauung kann nur aufkommen bei völliger Verkennung oder Nichtbeachtung der vielen für die Hypothese sprechenden Tatsachen. Gewiß gibt es ja Erscheinungen, die nicht im rechten Einklang mit der Theorie zu stehen scheinen, doch handelt es sich dabei meistens um noch unsichere und nicht genug geklärte Beobachtungen. Des Öfteren hat sich denn auch schon bei genauerem Studium herausgestellt, daß es sich in solchen Fällen bloß um scheinbare Widersprüche handelte. Zum Teil sind es auch Erscheinungen, die, wie schon erwähnt, bei der allgemeinen Auffassung, daß das Chromatin ausschließlich Vererbungssubstanz sei, im Widerspruch mit der Theorie stehen, im Sinne derselben aber eine Erklärung finden, wenn man den oben angegebenen Standpunkt inbetreff der Bedeutung des Chromatins einnimmt. So ist es auch bei dem Hauptbeweis, den man gegnerischerseits immer besonders gegen die Individualitätshypothese anführt, nämlich der sogenannten „Nucleïnspeichertheorie",[1]) nach welcher in bestimmten Kernen das Chromatin in Nucleolen gespeichert und bei der Bildung der Chromosomen wieder aus ihnen entnommen werden kann, vorausgesetzt, daß diese Theorie überhaupt richtig ist. Dies ist aber noch nicht so sicher erwiesen; stützt sie sich doch auf stark angefochtene Beobachtungen. Denn während besonders auf Grund von Befunden an Amphibieneiern Carnoy und Lebrun,[2]) Fick[3]) u. a. zur Aufstellung der genannten Theorie und damit zur Verwerfung der Individualität geführt werden, kommen Rückert[4]) und Born[5]) nach sehr genauen Untersuchungen an denselben Objekten zu gerade entgegengesetzten Resultaten, und auch V. Häcker glaubt, „daß an der räumlichen Selbständigkeit der Kerngerüste bezw. Kernfäden einerseits, und der Nucleolen andererseits im Sinne Flemmings festgehalten werden müsse."[6])

Gegenüber diesen Gründen, die die Gegner gegen die Individualität ins Feld führen, hat man eine große Zahl sicherer Tatsachen angeführt, die mit größter Wahrscheinlichkeit für das Erhaltenbleiben der Chromosomen durch viele Zellengenerationen hindurch sprechen. Ich glaube aber, wie auch Rosenberg[1]) in seiner Arbeit „Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich“ betont, daß der unzweideutigste Beweis für die Richtigkeit der Hypothese dann erbracht ist, wenn man auch im Ruhestadium des Kerns das Fortbestehen der Chromosomen feststellen kann. Nun ist dies aber in der Mehrzahl der Fälle sozusagen völlig unmöglich. Denn bekanntlich stellt der ruhende Kern meist ein so gleichmäßiges Gerüstwerk dar, daß von einer Unterscheidung einzelner Chromosomen gar nicht die Rede sein kann. Dies ist jedoch nicht stets so, es sind vielmehr auch Fälle bekannt, wo der ruhende Kern vom typischen Bau ziemlich beträchtlich abweicht, und unter Umständen mit größerer oder geringerer Deutlichkeit die Chromosomenbezirke erkennen läßt. So findet man öfters in sehr tätigen Geweben solche Kerne. Schniewind-Thies[2]) sah in den Kernen der sezernierenden Zellen von Septalnektarien das Chromatin zum Teil um bestimmte Zentren angesammelt; die Ansammlungen nahmen manchmal ganz chromosomähnliche Gestalt an Auch L. Huie[3]) fand bei Fütterung der Tentakeln der insektenfressenden Pflanze *Drosera rotundifolia* in den die Verdauung besorgenden Zellen ähnliche Veränderungen des Zellkernes. In einem gewissen Zeitpunkt zog sich das Chromatin der ruhenden Kerne der Tentakelzellen zu chromosomartigen Stäbchen zusammen, und diese traten meist in ganz bestimmter Zahl auf. Huie glaubt daher, diese von ihr beobachteten Chromatinansammlungen des ruhenden Kernes mit den Chromosomen identifizieren zu können, und hält das Sichtbarwerden von Chromosomen im Kern nicht für ein Charakteristikum der Mitosen, sondern einfach für ein „sign of great activity in the nuclear organs.“ Rosenberg[4]) hat diese Fütterungsversuche mit Droseratentakeln weiter ausgedehnt, und seine Bilder zeigen oft deutlich Gebilde im ruhenden Kern, die den Chromosomen sehr ähnlich sind. Auch er sieht diese Erscheinung als Folge besonderer Tätigkeit des Kerns an, wofür ihm das Auftreten ähnlicher Ansammlungen in Nährzellen, wie in den Tapetenzellen und gewissen Zellen von Samenknospen eine weitere Stütze zu sein scheint. Doch er glaubt sich nicht zu einer Identifizierung der Chromatinansammlungen mit den Chromosomen berechtigt, da das Auftreten einer bestimmten Zahl chromosomähnlicher Stücke in den ruhenden Kernen der Drüsenzellen nicht den Höhepunkt der Tätigkeit darstellt, wie die Bildung der Chromosomen in den Mitosen, und außerdem noch ein deutliches Lininnetzwerk stets im Kern vorhanden ist. Hält es Rosenberg auch in diesen Fällen für unwahrscheinlich, daß die Chromatinansammlungen im ruhenden Kern den Chromosomen der Mitosen entsprechen, so kommt er durch das Studium ähnlicher Ansammlungen bei gewissen anderen Pflanzen zu dem Schluß, daß sie hier mit den Chromosomen identisch sind. Er beschreibt die Kerne dieser Pflanzen folgendermaßen:[1] „Bei verschiedenen Pflanzen kann man eine vom Herkömmlichen ziemlich abweichende Struktur der Kerne in den voll ausgewachsenen Zellen wahrnehmen. Der Kern zeigt eine fein gerüstartige oder fast granulierte Grundmasse, die von den allgemeinen Kernfarben sehr schwach gefärbt wird; in dieser Grundmasse, und besonders an deren Peripherie, liegt eine Anzahl größerer und kleinerer Körnchen, die die Kernfarben stark aufspeichern." „Diese Körner stellen die Chromosomen dar, und zwar deshalb, weil die Zahl derselben genau mit der Chromosomenzahl in den Mitosen dieser Pflanzen übereinstimmt." Bei *Capsella*, das in den Mitosen 32 Chromosomen aufweist, konnte Rosenberg in ruhenden Kernen aus dem Integumente junger Samen, wie auch in solchen des Embryoträgers ebensoviele ziemlich gleichgroße Körner unterscheiden, während er in Endospermkernen die zu erwartende Zahl 48 öfters gezählt haben will. Auch in ruhenden Kernen aus der Samenschale von *Zostera*, sowie in Kernen aus dem Integumente halbreifer Samen von *Calendula* konnte er die Körner zählen, und zwar entsprechend der vegetativen Chromosomenzahl der betreffenden Pflanzen im ersteren Falle 12, im anderen wieder 32. In diesen Befunden sieht Rosenberg unbedingt sichere Stützen für die Hypothese der Chromosomenindividualität, und fühlt sich zu dem Schlusse berechtigt, „daß die Chromosomen nicht etwa im Ruhestadium im Kern „aufgelöst" werden, sondern noch weiter bis zuletzt, wenn auch in etwas modifizierter Form, ihre Selbständigkeit beibehalten, und also einen immer vorhandenen Teil, ich möchte sagen, Organ des Kernes ausmachen."[2]

---

[1]) Vgl. Häcker, Valentin, Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jena 1902. p. 88.

[2]) Carnoy et Lebrun, La cythodierèse de l'oeuf. La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. (Extrait de la Revue „La Cellule". T. XIV. 1r fascicule, le 1er mars 1898.)

[3]) Fick, R., Über d. Eireifung b. Amphibien. (Verh. d. Naturf. Ges. in Tübingen. — Anat. Anz. Ergänz.-Heft z. XVI. Bd.)

[4]) Rückert, J., Zur Entwicklungsgesch. d. Ovarialeies b. Selachiern. (Anat. Anz. Bd. 7. 1892.)

[5]) Born, G., Die Reifung d. Amphibieneies etc. (Anat. Anz. Bd. 7. 1892.)

[6]) l. c. 1904. p. 90.

---

[1]) Rosenberg, O., Über d. Individ. d. Chromosomen im Pflanzenreich. (Sond.-Abdr. a. „Flora“. Bd. 93. 1904. Heft 3.)

[2]) Schniewind-Thies, J., I. Beitr. zur Kenntnis d. Septal-Nektarien. Jena 1897.

[3]) Huie, L., I. Changes in the cell-organs of *Drosera rotundifolia*, produced by feedings with eggalbum. (Quaterly Journal of mor. science. London 1897.) II. Further study of cytological changes in *Drosera*. (Ibid. London 1899.)

[4]) Rosenberg, O., Phys.-cytolog. Studien an *Drosera*-Rot. Upsala 1899.

Kerne, die die beschriebenen Chromatinkörner zeigen, findet man schon in der früheren Literatur des Öfteren erwähnt und abgebildet. Zuerst hat Leopold Auerbach[3] darauf hingewiesen, daß man in den ruhenden Kernen der Amphibien zweierlei Nucleolen unterscheiden könne, „erythrophile" und „kyanophile", je nachdem sie bei Anwendung von roten und blauen Farbstoffgemischen mehr die roten oder mehr die blauen Farbstoffe speichern. Im Pflanzenreich konnte Rosen[4] ähnliche Erscheinungen nachweisen und zwar bei *Scilla sibirica*; er nannte die „erythrophilen" Nucleolen „Eunucleolen", die „kyanophilen" „Pseudonucleolen". Da er die „Pseudonucleolen" bei der Karyokinese sich an der Bildung des Kernfadens beteiligen sah, so faßte er sie als besonders selbständig ausgebildete Teile des chromatischen Kerngerüstes auf.

---

[1] l. c. 1904.

[2] l. c. 1904. p. 255.

[3] Zur Kenntnis d. tier. Zellen. (Sitz.-Ber. d. kgl. Acad. d. Wissensch. 26. Juni 1890.)

[4] Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenzellen. 1892. (Sond.-Abdr. a. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgeg. v. F. Cohn. 1892.)

Zacharias[1]) nennt die „Pseudonucleolen“ wegen ihres großen Nucleingehalts „Nucleinkörper“ und findet sie besonders schön ausgebildet bei *Cucurbita pepo,* wo er sie auch in Haarzellen im Leben erkennen konnte. Sie liegen meist an der Peripherie des Kernes; die größeren Pseudonucleolen größerer Kerne schienen zum Teil durch Fortsätze in das Kerngerüst überzugehen.

Nach Zimmermann[2]) ist dagegen „in vielen Fällen von Verbindungsfäden zwischen den einzelnen Chromatinkugeln keine Spur zu beobachten“, und er nennt es mehr als willkürlich, „wenn man diese Punkte als Knotenpunkte eines Netzes deuten wollte“. Er stellte fest, daß je nach dem Objekt die Chromatinkugeln sich inbezug auf Zahl und Größe unterscheiden können. So bildet er Kerne von *Vicia Faba* und *Cucurbita pepo* ab, erstere mit nur wenigen größeren Chromatinkugeln, letztere mit einer großen Zahl kleinerer. Daß aber die Zahl der Chromatinkörner in den Kernen ein und derselben Spezies immer ungefähr die gleiche sei, das war keinem der früheren Autoren aufgefallen, vielmehr schien die Anschauung herrschend zu sein, daß die Körner in wechselnder Zahl in den Kernen derselben Pflanze auftreten. Rosenberg will nun, wie erwähnt, bei gewissen Pflanzen eine konstante mit der Chromosomenzahl der betreffenden Pflanze übereinstimmende Zahl der Körner in den Kernen gefunden haben.

Da mir diese Erscheinung als Beweis für die Theorie der Chromosomenindividualität eine große Bedeutung zu haben scheint, habe ich ihr eine nähere Untersuchung gewidmet. Als besonders geeignet, die Chromosomen im Ruhekern nachzuweisen, erkannte ich die Pflanzenfamilie der Cruciferen, und habe meine Untersuchungen deshalb auch auf Vertreter dieser Familie beschränkt.

Fixiert wurde das Material teils in Flemming's Chrom-Osmium-Essigsäure, teils in Carnoy's Alkohol-Eisessig (3 Teile Alkohol auf 1 Teil Eisessig). Letzteres Fixierungsmittel benutzte ich meist dann, wenn es sich um stark behaarte Objekte handelte, bei denen ohne besondere Vorsichtsmaßregeln eine nicht vollkommene Durchdringung mit Flemming'scher Lösung zu befürchten war. Eingebettet wurden die Objekte, unter Benutzung von Chloroform als Intermedium, in Paraffin und dann 5, 7,5, 10 oder 15 μ dick geschnitten. Die Färbung erfolgte mit Safranin-Gentianaviolett-Orange-G nach Flemming oder nach der Heidenhain'schen Eisen-Alaun-Hämatoxylinmethode. Wenn es sich um die Zählung der Chromosomen in der typischen oder allotypischen[3]) Teilung handelte, die oft wegen der Kleinheit der Chromosomen und ihrer dichten Zusammendrängung auf Schwierigkeiten stieß, eignete sich die letztere Methode besser, da sie klarere Bilder gab.

Bei der Beschreibung meiner Befunde gehe ich von der auch von Rosenberg untersuchten Crucifere *Capsella bursa pastoris* aus. Ich habe Vegetationskegel dieser Pflanze studiert und in allen Kernen die Ansammlungen des Chromatins erkennen können, jedoch waren sie in den einzelnen Gewebsarten nicht gleich deutlich zu unterscheiden. Besonders distinkt zeigten sie sich in gewissen jungen Blattgebilden in der Nähe des Vegetationskegels, die sich von anderen jungen Blattanlagen durch eine etwas mehr rötliche Färbung, die der Zellinhalt bei Anwendung der Drei-Farben-Methode annahm, ferner durch das Fehlen von Haargebilden, wie man sie an anderen jungen Blättern in großer Zahl findet, sowie durch das frühe Absterben des Blattgipfels unterscheiden, und die ich für Nebenblätter ansehe. In allen Kernen dieser Nebenblätter fielen die Chromatinkörner auf's deutlichste in die Augen, und man gewann auch auf den ersten Blick den Eindruck, daß sie ungefähr in gleicher Zahl überall vertreten waren. Die Kerne erhielten dadurch ein ganz typisches vom Gewöhnlichen abweichendes Gepräge. Nur in den Kernen der meristematischen Zone der Blattbasis waren die Körner verhältnismäßig wenig scharf, wie sie überhaupt in meristematischen Zellen, sowie auch in den schon differenzierten Zellen anderer junger Blätter bei weitem nicht so deutlich waren wie in den Nebenblättern. Bei der Dreifarbenmethode nahmen sie im Gegensatz zu dem hellrot gefärbten Nucleolus einen mehr blauen Ton an. Durch diese Färbung, sowie durch das Fehlen des bekannten Hofes unterscheiden sie sich leicht von dem Nucleolus und waren als Chromatinkörner zu erkennen. Das Fehlen des Hofes allein kann nicht als Erkennungsmerkmal für die Chromatinkörner dienen, denn auch bei dem Nucleolus findet man ihn nicht immer, überhaupt hat man ihn nach Strasburger[1]) als einen durch Einwirkung des Fixierungsmittels entstandenen Artefakt anzusehen, da er bei frischen, in Wasser untersuchten Schnitten nicht zu erkennen war und erst bei Zusatz von Fixierungsflüssigkeit durch Kontraktion der Nucleolarsubstanz entstand. In den Kernen der Nebenblätter ließ sich nun auch unschwer die Zahl der Körner feststellen, und ich fand fast stets, wie auch Rosenberg für die Kerne anderer Gewebsarten festgestellt hatte, die Zahl 32 entsprechend der vegetativen Chromosomenzahl dieser Pflanze. Figur 1 zeigt einen Kern eines Nebenblattes aus zwei nebeneinanderliegenden Schnitten einer Schnittserie. Der Nucleolus ist ziemlich klein; die Chromatinkörner sind fast gleichgroß und in der Zahl 32 vertreten. Von einem Gerüstwerk ist im Kern nichts zu sehen, vielmehr ist die Grundmasse ganz fein und gleichmäßig granuliert. Ein ganz ähnliches Aussehen hatten noch die Kerne junger Trichome; auch hier konnte man deutlich die Chromatinkörner erkennen. Wenn nun Rosenberg aus seinen Beobachtungen schließt, daß die „Körner die Chromosomen darstellen", so stimmt dies nicht genau, es kann sich vielmehr in den Körnern bloß um Zentren handeln, um die zwar der größte Teil der Substanz der Chromosomen angesammelt ist, daß aber nicht die ganze Substanz der Chromosomen in ihnen gespeichert ist, das geht daraus hervor, daß man im Kernraum außerdem noch eine fein granulierte Grundmasse erkennt, und ich bei anderen Objekten (bei *Capsella* allerdings nicht) oft beobachten konnte, daß die Chromatinkörner die Knotenpunkte eines Gerüstwerkes darstellen.

---

[1]) Zacharias, E., Über d. Verhalten d. Zellkernes in wachsenden Zellen. (Sond.-Abdr. a. „Flora“. Ergänzb. 1895. 81. Bd. Heft 2.)

[2]) Zimmermann, A., D. Morph. u. Physiol. d. pflanzl. Zellkernes. Jena 1896.

[3]) In den Bezeichnungen „allotypisch“, „heterotypisch“ etc. schließe ich mich dem Vorschlage E. Strasburgers, l. c. 1905, p. 3, an.

---

[1]) l. c. 1905. p. 30.

Um nun ganz sichere Anhaltspunkte zu gewinnen, daß die Chromatinkörner den Chromosomen entsprechen, daß man es in ihnen mit Zentren zu tun hat, die den größten Teil des Chromosoms darstellen, und auf die sich der im Kernraum verteilte Rest bei der Teilung zurückzieht, kam es darauf an, auch bei Pflanzen mit anderer Chromosomenzahl die Körner im Ruhekern nachzuweisen und ihre Zahl mit der Chromosomenzahl zu vergleichen. Da sich bei den Rosenberg'schen Untersuchungen an *Drosera rotundifolia*¹) gezeigt hatte, daß in verschiedenen Stadien der Verdauungstätigkeit der Tentakelzellen die chromatischen Ansammlungen ihrer Kerne ein ganz verschiedenes Aussehen zeigten, so glaubte ich darauf achten zu müssen, daß ich homologe Organe vor mir hatte, um sicher zu sein, daß die zur Untersuchung vorliegenden Kerne gleichen oder doch ähnlichen Einflüssen ausgesetzt waren. In *Sisymbrium strictissimum* denke ich ein diesen Bedingungen genügendes Objekt gefunden zu haben. Diese Pflanze besitzt nämlich bloß halb so viel Chromosomen wie *Capsella;* in der allotypischen²) Teilung waren acht Doppelchromosomen zu zählen. Figur 2 zeigt dieselben im Stadium der Diakinese. In der typischen Teilung fanden sich demnach sechzehn Chromosomen vor, die in den Metaphasen scheinbar völlige Kugeln darstellten. An den Vegetationskegeln fanden sich ganz ähnliche Nebenblätter, wie die für *Capsella* beschriebenen, und sie zeichneten sich auch durch dieselben Merkmale vor anderen jungen Blattanlagen aus, weshalb ich sie als den Nebenblättern von *Capsella* ganz homologe Gebilde auffassen zu können glaube. War nun die obige Ansicht richtig, so mußte man in den Nebenblättern von *Sisymbrium* nur halb soviel Chromatinkörner finden als die Kerne von *Capsella* aufwiesen. In der Tat konnte ich oft die Zahl sechzehn feststellen (Fig. 3). Da ich nun in *Capsella* und *Sisymbrium* verwandte Pflanzen vor mir hatte, und ferner die untersuchten Kerne homologen Organen angehörten, so kann das Auftreten einer verschiedenen Zahl von chromatischen Ansammlungen in den Kernen der beiden Pflanzen von nichts anderem abhängig sein, als von der verschiedenen Chromosomenzahl der Objekte, und der Schluß scheint jetzt vollauf berechtigt, daß die Körner den Chromosomen entsprechen. Es kann sich weder bei *Capsella* noch *Sisymbrium* in den Kernen der beschriebenen Nebenblätter um Teilungsstadien handeln, wie man vielleicht annehmen könnte, und wie ich beim ersten Anblick auch glaubte, da bei Pflanzen mit sehr kurzen Chromosomen in gewissen Stadien der Kernteilung ähnliche Bilder auftreten können. Es ist dies in den Nebenblättern deshalb ausgeschlossen, weil alle Kerne ein ganz gleiches Aussehen haben, man also annehmen müßte, daß sie

---

¹) Physiol.-cytol. Studie a. *Drosera rotundifolia.* Upsala 1899.

alle in genau demselben Stadium der Teilung wären, was natürlich bei vegetativen Organen eine ganz unmögliche Annahme ist, zumal bei Blattgebilden, bei denen schon auf sehr frühen Entwicklungsstufen die meristematische Zone auf die Blattbasis beschränkt wird.

In den Kernen der Nebenblätter von *Sisymbrium* fiel mir auf, daß die Chromatinansammlungen oft zu Paaren angeordnet waren. Nicht alle Körner lagen paarweise, doch häufig konnte man drei bis vier Paare in einem Kern erkennen. In Figur 3 kann man deutlich drei Paare unterscheiden. Vielleicht läßt sich diese Erscheinung als eine weitere Stütze der von Strasburger¹) vertretenen Auffassung, daß die homologen väterlichen und mütterlichen Chromosomen im Kern genähert liegen, betrachten. Strasburger kommt zu dieser Anschauung auf Grund der Beobachtung, daß bei Kernen mit verschieden großen Chromosomen die gleichgroßen einander genähert, in manchen Teilungsstadien paarweise genähert liegen. Auch James Bertram Overton²) hat eine paarweise Annäherung chromatischer Elemente in ruhenden Kernen von Pollenmutterzellen beobachten können, eine Beobachtung, durch die leichter die paarweise Verschmelzung der Chromosomen in der Synapsis erklärt wird. Die Strasburger'sche Ansicht steht im Gegensetz zu der Häcker'schen Theorie der Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernhälften, die sich vor allem auf Befunde an Copepoden stützt. Doch scheint eine Ausdehnung des Geltungsbereiches der Theorie auch auf das Pflanzenreich durch keine stichhaltigen Gründe gerechtfertigt. Vielmehr scheinen die Strasburger'schen Befunde für die gegenteilige Ansicht zu sprechen, wonach im Pflanzenreich eine Durchdringung der väterlichen und mütterlichen Kernhälften stattfindet, ohne daß jedoch eine Mischung des väterlichen und mütterlichen Chromatins eintritt, und wonach die homologen Chromosomen sich nähern. Vielleicht läßt sich, wie gesagt, auch meine Beobachtung am ruhenden Kern von diesem Standpunkt aus erklären.

Auch bei *Brassica Napus* ließen sich die Körner in ruhenden Kernen nachweisen, doch waren sie hier meist nicht gleichgroß. Man konnte in den Kernen dieser Pflanze oft deutlich ein schwach gefärbtes Gerüstwerk erkennen und feststellen, daß die Chromatinkörner die Knotenpunkte des Netzwerks darstellen. Besonders schön war dies in den Pollenkernen zu sehen (Fig. 6), wo die Chromatinkörner ziemlich klein, dabei aber sehr distinkt waren. Es scheint hier nur ein kleiner Teil der Chromosomen in den Körnchen zurückgeblieben zu sein, der Hauptteil des Chromatins hat sich auf das Netzwerk verteilt, daher auch wohl die größere Deutlichkeit des letzteren zu erklären ist. Das Auftreten von verschieden großen Chromatinkörnern in den Kernen von *Brassica* kommt wohl daher, daß der Grad der Verteilung des Chromatins auf das Netzwerk nicht für alle Chromosomen eines Kernes der

---

¹) l. c. 1905. p. 19.

²) Overton, J. B., Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Botanik. (Bd. XLII. 1905. Heft 1.)

gleiche zu sein braucht, daß bei den kleineren Körnern mehr, bei den größeren weniger Chromatin in das Gerüst übertritt. So kann es, glaube ich, bei weitgehender Verteilung des Chromatins leicht soweit kommen, daß unter Umständen einzelne Chromatinansammlungen völlig für das Auge verschwinden, und man dann eine geringere als die geforderte Zahl findet. Dies scheint in den Pollenkörnern von *Brassica* der Fall zu sein. Denn während ich in der allotypischen Teilung sechzehn Chromosomen zählte, und also in den Pollenkernen auch sechzehn Chromatinkörner erwarten mußte, fand ich meist eine etwas geringere Zahl, und nur in Ausnahmefällen sechzehn. (Figur 4 zeigt die Chromosomen von *Brassica* im Diasterstadium der heterotypischen Teilung in Polansicht.) In ruhenden Kernen vegetativer Zellen dagegen habe ich sehr häufig die erforderliche Zahl von Körnern, nämlich zweiunddreißig, gezählt. Der Kern der Figur 5 ist einer jungen Gefäßzelle in der Nähe der Blütenregion entnommen. Geringe Schwankungen in der Zahl, die aber auch hier vorkommen, können nicht weiter wundernehmen, da auch die Chromosomenzahl in den Mitosen bekanntlich nicht immer die verlangte ist, eine Erscheinung, der man früher keine große theoretische Bedeutung zumaß. Strasburger[1]) fand aber solche Abweichungen von der Normalzahl selbst in Zellen des sporogenen Gewebes, und da fragte es sich doch, wie solche Befunde mit einer Chromosomenindividualität im Einklang stünden. Er glaubt nun mit Sicherheit annehmen zu können, daß die geringere Chromosomenzahl daher kommt, „daß einzelne Chromosomen mit ihren Enden vereinigt bleiben. Das Verhalten von *Galtonia*, bei der die Samenanlagen innerhalb einander entsprechender Zellenzüge neben der herabgesetzten auch die volle Zahl der Chromosomen zeigen, läßt eine andere Auffassung dieser Verschiedenheit nicht zu.“ Strasburger spricht die Vermutung aus, daß es vielleicht die entsprechenden väterlichen und mütterlichen Chromosomen wären, die sich vereinigt hätten.

Figur 7 zeigt einen ruhenden Kern aus einer jungen Gefäßzelle von *Stenophragma Thalianum*. Vergleicht man diesen mit dem von *Brassica Napus* (Fig. 5) oder auch mit dem von *Capsella bursa pastoris* (Fig. 1), so springt sofort der große Unterschied in der Zahl der Körner in die Augen. Während bei *Brassica* und *Capsella* der Kern von zirka dreißig Körnern übersät ist, weist der von *Stenophragma* nur zehn auf, die ziemlich gleichgroß und zum großen Teil an der Peripherie des Kernes gelagert sind. Zehn ist auch die Zahl der Chromosomen von *Stenophragma* in somatischen Kernen. In vegetativen Teilungen ist dieselbe allerdings wegen der Kleinheit der Chromosomen nicht genau festzustellen, jedoch erhält man in der allotypischen Teilung äußerst deutliche Bilder, besonders in der Äquatorialplatte der heterotypischen wie auch der homöotypischen Teilung, da die Chromosomen hier in verhältnismäßig weitem Abstand voneinander liegen, und kann mit völliger Sicherheit die Zahl fünf nachweisen.

---

[1]) l. c. 1905. p. 9.

Figur 8 zeigt die Chromosomen in der Äquatorialplatte der ersten, Figur 9 in der der zweiten Teilung. Eine ungrade Chromosomenzahl kann heute nicht mehr als auffällig erscheinen, man hat in letzter Zeit mehrfach bei Pflanzen solche nachgewiesen. Allerdings hat sich die Angabe Wiegand's[1], der zuerst eine ungrade Chromosomenzahl, nämlich drei, für *Canna indica* festgestellt haben wollte, als irrig erwiesen. Koernicke[2]) und Strasburger[3]) haben acht Chromosomen in der allotypischen Teilung gezählt, und auch in vegetativen Teilungen, für die Wiegand die Zahl sechs angibt, konnte Koernicke immer bestimmt das Vorhandensein von mehr als zehn konstatieren. Auch die von Cannon[4]) für *Pisum sativum* angegebene Zahl 7 bedarf noch der Bestätigung, da Zörnig bei dieser Pflanze gerade wie bei anderen Leguminosen im Bonner Institut nach Strasburger's Angabe[5]) nur sechs Chromosomen gezählt hat. Doch will K. Miyake[6]) bei *Allium Moly* im Gegensatz zu den anderen Alliumarten, die acht Chromosomen besitzen, in der allotypischen Teilung immer nur sieben gefunden haben, und O. Rosenberg[7]) gibt für *Tanacetum vulgare* neun als reduzierte Zahl der Chromosomen an. Ein weiterer Fall von ungerader Chromosomenzahl wird von Juel[8]) für *Taraxacum officinale* erwähnt, nämlich dreizehn.

Wenn man nun bedenkt, daß zwischen den nahe verwandten Arten *Brassica* und *Stenophragma* so bedeutende Unterschiede in der Menge des Chromatins des Kernes bestehen — *Stenophragma* besitzt höchstens den dritten Teil der Chromatinmenge von *Brassica*, da die Chromosomen von *Brassica* denen von *Stenophragma* mindestens gleich, dabei aber in mehr als dreifacher Zahl vorhanden sind — und wenn man ferner erwägt, daß bei im System tief stehenden Pflanzen häufig sehr viele Chromosomen vorkommen, während man bei den höchst organisierten Pflanzenfamilien oft Vertreter mit ganz geringer Chromosomenzahl findet — *Crepis* besitzt z. B. nach Juel vier, *Stenophragma* fünf, viele *Leguminosen*, *Najas* u. a. sechs Chromosomen — so spricht dies auch für die obige Anschauung, daß die Substanz, die wir als Chromatin bezeichnen, nicht ausschließlich Vererbungssubstanz ist. Denn bei *Brassica* und *Stenophragma* kann man doch bei ihrer nahen Verwandtschaft keine große Differenz in der Zahl der isoliert vererbbaren Eigenschaften annehmen, und bei den hoch organisierten

---

[1]) Wiegand, The development of the embryo-sac in some monocotyledonous plants. (Bot. Gaz. Vol. XXX. 1900.)

[2]) Koernicke, M., Der heutige Stand d. pflanzl. Zellforsch. (Sond.-Abdr. a. d. Ber. d. D. bot. Gesellsch. 1903. p. 120.)

[3]) Über Reduktionsteilung. (Sitz.-Ber. d. kgl. preuß. Acad. d. Wiss. Sitz. d. phys.-math. Classe v. 24. März 1904.)

[4]) Studies in plant hybrids. The spermatogenesis of hybrid peas. (Bull. of the Torrey Bot. Club. Vol. XXX. New-York 1903.)

[5]) Die Apog. d. Eualchemillen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLI. 1904. p. 150.)

[6]) Über Reduktionst. in d. Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. (Jahrb. f. w. B. Bd. XLII. 1905. Heft 1.)

[7]) Zur Kenntnis d. Reduktionsteil. in Pflanzen. (Botaniska Notiser. 1905.)

[8]) Die Tetradenteil. b. *Taraxacum* u. anderen Cichorieen. (K. Svenska Vet. Ac. Handl. Bd. 39. 1905. No. 4.

Pflanzen muß man unbedingt eine größere Zahl von Erbeinheiten voraussetzen als bei den niedrig organisierten. Ich betone das hier, um die oben vertretene Ansicht näher zu rechtfertigen, daß wohl recht gut ein Teil des Chromatins zu Grunde gehen kann, ohne daß die Individualität der Chromosomen dadurch beeinträchtigt würde, da an dem Wesen des Chromosomes dadurch nichts geändert zu werden braucht. Bei *Alyssum saxatile, Wierzbikii* und *argenteum* konnte ich die Chromosomen des ruhenden Kernes sehr gut in jungen Haarzellen erkennen. Diese Zellen sind überhaupt bei den Cruciferen für den Nachweis der Chromatinkörner im Kern besonders geeignet, da ihre Kerne sich durch ihre bedeutende Größe vor anderen auszeichnen. Allerdings sind auch die Nucleolen oft sehr groß, was andererseits für die Zählungen wieder insofern von Nachteil sein kann, als direkt über oder unter dem Nucleolus liegende Körner leicht übersehen werden. Die Trichome der Cruciferen sind stets einzellig, so daß man auch hier völlig sicher ist, in den Kernen keine Teilungszustände vor sich zu haben. *Alyssum saxatile* und *Wierzbikii* haben nach allen Seiten hin reich verästelte, sternförmige Haare, die bei der ersteren Pflanze unverkalkt, bei der letzteren sehr stark mit kohlensaurem Kalk imprägniert sind. Bei *Alyssum argenteum* finden sich auch stark verkalkte sogenannte Malpighische Haare mit zwei Armen vor, die der Oberfläche des Tragorgans parallel stehen. Ich habe bei den beiden erstgenannten Arten Vegetationskegel älterer Pflanzen, bei der letzteren solche von Keimpflanzen untersucht. Figur 10 zeigt einen Kern aus einer ganz jungen Haarzelle von *Alyssum Wierzbikii.* Man sieht neben einem großen Nucleolus auch wieder die Chromatinkörner, die wenigstens annähernd mit der Zahl der Chromosomen übereinstimmen. Bei allen drei untersuchten *Alyssum*-Spezies zeigten sich in den Mitosen sechzehn, in der allotypischen Teilung acht Chromosomen. Figur 11, die sich auch auf *Alyssum Wierzbikii* bezieht, zeigt dieselben in der Äquatorialplatte der homöotypischen Teilung. Auch in den Haarkernen von *Alyssum argenteum* zählte ich häufig sechzehn Chromatinkörner. (Fig. 12.)

Acht Chromosomen fand ich auch in der allotypischen Teilung von *Iberis pinnata;* ich zählte dieselben im Stadium der Diakinese, wo sie als kurze Stäbchen paarweise zusammenliegen. (Fig. 13.) Die Chromatinkörner waren hier in allen ruhenden Kernen ziemlich klein und lagen dabei in einer starkkörnigen Grundmasse. Trotzdem konnte man öfter entsprechend der vegetativen Chromosomenzahl der Pflanze sechzehn Körner unterscheiden. (Fig. 14.)

Ein besonders geeignetes Objekt zur Untersuchung der Chromosomen im Ruhekern bot sich mir in *Lunaria biennis.* Auch hier sind es wieder die Kerne von Haarzellen, welche am schönsten die Chromatinkörner zeigen. Man sieht sie aber auch in den ruhenden Kernen anderer Gewebe recht deutlich. Der Kern von Figur 15 gehört einer jungen Parenchymzelle aus der Nähe der Blütenregion an. Man unterscheidet vierundzwanzig ziemlich gleichgroße Körner. Soviel beträgt auch die vegetative Chromosomenzahl, wie ich in Teilungsbildern in Vegetationspunkten öfters feststellen konnte. Da aber solche Zählungen in vegetativen Zellen bei Pflanzen mit so vielen und kleinen Chromosomen nie völlig zuverlässig sind, prüfte ich auch hier die gefundene Zahl in der allotypischen Teilung nach. Bei *Lunaria* war es nun in den meisten Stadien der Teilung ganz unmöglich, eine Zählung vorzunehmen. In der Äquatorialplatte der hetero- sowohl wie der homöotypischen Teilung waren die Chromosomen so eng zusammengedrängt, daß eine Unterscheidung der einzelnen selbst bei guter Differenzierung unmöglich war. Ähnlich war es im Diasterstadium der heterotypischen Teilung, das sich doch sonst bei den meisten Objekten, wenn man Polansicht hat, besonders gut zur Zählung eignet. Das einzige Stadium, in dem man die Chromosomen einigermaßen deutlich unterscheiden konnte, war die Diakinese, und hier fand ich denn auch häufig zwölf, so daß ich mit ziemlicher Sicherheit diese Zahl als die reduzierte Zahl der Chromosomen auffassen kann. Zirka vierundzwanzig Körner fand ich nun auch meist in den ruhenden Kernen junger Haarzellen. Es ist interessant, diese Körner bei zunehmendem Alter des Kerns zu beobachten.

Figur 16 stellt einen Kern aus einer ganz jungen Haarzelle dar. Mit dem Wachstum der Zelle vergrößert sich auch der Kern und mit ihm Nucleolen und Chromatinkörner (Fig. 17). Figur 18 zeigt einen Kern aus einer schon älteren Zelle. Das Chromatin hat sich ganz beträchtlich vermehrt. Die einzelnen Körner sind oft in verschiedene Spitzen ausgezogen, die sich in Fäden fortsetzen. Welche Unterschiede in der Menge des Chromatins in den Kernen verschiedener Zellen ein und derselben Pflanzen auftreten können, mit andern Worten, wie stark das Chromatin in manchen Zellen wachsen kann, zeigt der Vergleich von Figur 17 mit Figur 19, welch letztere einer Zelle in der Nähe des Vegetationspunktes entnommen ist. In Figur 20 haben wir einen alternden Kern aus einem voll ausgewachsenen Haare vor uns. Rosenberg bildet in der schon zitierten Arbeit „Über die Individualität etc.“ in Figur 7 zwei ruhende Kerne aus der „Schlauchzelle“ des Embryoträgers ab, wo manche Chromosomen deutlich segmentiert sind, und wie „längsgespaltene Chromosomen im Spiremstadium der Mitosen aussehen“. Er hält diese Erscheinung für den Ausdruck besonders reger Nahrungsarbeit der Zelle und des Kerns. Ich fand ganz ähnliche Erscheinungen in älteren Haarkernen, wie dem in Figur 20 dargestellten, und halte sie hier für einen Alterszustand des Kerns. Das starke Gelapptsein der von Rosenberg abgebildeten Kerne läßt es mir fraglich erscheinen, ob er nicht auch eine Alterserscheinung vor sich hatte.

In den größeren Chromatinkörnern wachsender Kerne konnte man öfter die interessante Beobachtung machen, daß deutliche Vakuolen in ihnen auftraten, so daß sie beinahe aussahen wie Nucleolen, in denen man ja auch hin und wieder Vakuolen beobachten kann. Daß sie aber keine Nucleolen sind, das geht klar aus der Färbung hervor. Diese Erscheinung findet nun leicht eine Erklärung, wenn man sich auf die von Grégoire und

Wygaerts[1]) vertretene Auffassung vom Bau der Chromosomen stützt. Nach ihnen bildet sich das Wabenwerk des Kernes dadurch, daß sich jedes einzelne Chromosom für sich alveolisiert und vakuolisiert, und die so umgewandelten Chromosomen an ihren Peripherien miteinander in Berührung treten. Der ruhende Kern stellt so „une association de chromosomes alvéolisés et réticulisés“ dar. Der Anfang der Alveolisierung wird oft schon in den Metaphasen sichtbar, wenn die Chromosomen gerade auseinander gezogen werden. (Vgl. die Fig. 1 und 21 in der zitierten Arbeit von Grégoire und Wygaerts.) In den Prophasen werden die in den Telophasen vakuolisierten Chromosomen jedes für sich wieder homogenisiert. Nach dieser Auffassung sind die Chromosomen, die zu Beginn der Kernteilung im Kern auftreten, dieselben, die am Ende der vorhergehenden Teilung in ihm eingegangen sind, und die genannten Forscher sehen diese Befunde für eine wichtige Stütze der Individualitätshypothese an. V. Häcker[2]) gelangt durch das Studium der Kernteilung in Epidermiszellen der Siredon-Larve zu einer ganz ähnlichen Anschauung. Auch nach ihm geschieht die Rekonstruktion des Kerngerüstes durch Alveolisierung der Chromosomen. Die Alveolen treten anfangs zum größten Teil in dem peripheren Teil der Chromosomen auf, so daß man zunächst einen peripheren, „großwabigen Alveolenmantel“ und einen „axialen, gekörnelt erscheinenden Chromatinstrang“ unterscheiden kann, welch letzterer sich dann noch weiterhin alveolisiert. Ganz natürlich ist danach auch das Auftreten von Alveolen in den Chromatinkörnern, die ja in allem den Chromosomen des Kerns entsprechen. Wir haben hier in allen den beschriebenen Kernen, die die Chromatinkörner zeigen, wohl Fälle vor uns, bei denen die Alveolisierung der Chromosomen auf einem gewissen Stadium stehen bleibt. An der Peripherie eines jeden Chromosoms vollzieht sich, glaube ich, auch hier ein Alveolisierungsprozeß (daher das im Kern neben den Chromatinkörnern noch mehr oder minder deutlich zu beobachtende Kerngerüst), in der axialen Zone jedoch setzt ein solcher Prozeß nicht ein oder bleibt wenigstens in den Anfängen stehen. Daß die Chromatinkörner in den Kernen gewisser Dauergewebe, wie in den Nebenblättern, Haarzellen u. a., ganz besonders scharf in die Erscheinung treten, weit deutlicher wenigstens wie in den meristematischen Zellen, das scheint mir darin seinen Grund zu haben, daß hier besondere Reize wirksam sind, welche diese stärkere Homogenisierung der Chromosomen bewirken. In den oben beschriebenen Nebenblättern speziell, bei denen ich beobachten konnte, daß am Gipfel des Blattes, wo die Zellen oft schon schrumpfen und absterben, die an diese letzteren angrenzenden Zellen in ihren Kernen gerade am deutlichsten die Körner zeigen, sowie in den Kernen der Haarzellen scheint mir das Alter des

---

[1]) La reconstruction du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. I. Racines de *Trillium* etc. (Extraits de la Revue „La Cellule“. 1er mai 1903.)

[2]) l. c. 1904.

Kernes einen solchen Reiz auszuüben. In anderen Fällen mögen andere Faktoren ähnliche Wirkungen hervorbringen.

Ich könnte noch einige weitere Spezies aus der Familie der Cruciferen anführen, die die Chromatinkörner im ruhenden Kerne aufweisen (z. B. *Malcolmia, Alliaria* u. a.), doch die angeführten Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, daß bei gewissen Pflanzen der Nachweis der Chromosomen auch im Ruhestadium des Kernes nicht schwer fällt, daß die Chromosomen sich nicht, wie die Gegner der Hypothese der Individualität annehmen, in jeder Mitose neu bilden, und daß sie nicht lediglich taktische Formationen sind, „die nur dann auftreten, wenn es auf eine regelrechte Verteilung des Chromatins ankommt,[1]) sondern daß sie von Teilung zu Teilung während des Ruhestadiums des Kerns in diesem fortbestehen und unter Umständen im Ruhekern ebenso deutlich wie bei der Teilung zu sehen sind.

Doch nur bei gewissen Pflanzen ist der direkte Nachweis eines Fortbestehens der Chromosomen im Ruhekern möglich, bei sehr vielen dagegen nicht; aber auch bei diesen letzteren läßt sich, wenn auch mehr indirekt, auf die Existenz der Chromosomen während des Ruhestadiums schließen. Rosenberg[2]) will zwei Kerntypen unterscheiden, einen „*Capsella*-“ und einen „*Fritillaria*-Typus“. Zu ersterem zählt er die Pflanzen, deren Kerne im Ruhezustande die chromatischen Ansammlungen zeigen, zu letzteren diejenigen, deren Kerne ein typisches Kerngerüst besitzen, wie man sie besonders aus der Familie der *Liliacen* kennt. Ich bin auch Kernen dieses letzteren Typus in der Familie der Cruciferen begegnet, jedoch nur selten. Bloß Vertreter einer einzigen Verwandtschaftsgruppe, die in Engler und Prantls „Natürlichen Pflanzenfamilien“ als *Hesperideae-Hesperidinae* bezeichnet ist, nämlich *Hesperis matronalis, Bunias orientalis* und *Mathiola tricuspicata* besaßen Kerne mit typischem Kerngerüst und zeigten nicht den geringsten Anhaltspunkt für die Unterscheidung einzelner Chromosomen. Selbst in den Geweben, wo ich sie bei den Kernen des anderen Typus so deutlich erkennen konnte wie in den Nebenblättern und Trichomen, war das Kerngerüst völlig gleichmäßig. (Fig. 21.)

Womit es zusammenhängt, daß selbst bei Gattungen einer Pflanzenfamilie der Grad der Vakuolisierung der Chromosomen des Ruhekernes so verschieden sein kann, daß man im einen Falle die Chromosomen noch einzeln unterscheiden kann, im anderen Falle dagegen nicht, das kann ich nicht entscheiden. Sonstige Unterschiede zwischen den beiden Kerntypen sind insofern vorhanden, als beim „*Capsella*-Typus“ die Chromosomen kurze und dicke Stäbchen darstellen, beim „*Fritillaria*-Typus“ dagegen lang und schmal sind, und daß sich die letzteren vor den anderen durch größeren Chromatingehalt auszuzeichnen scheinen.

J. B. Overton will in ruhenden Kernen einzelner *Ranunculaceen*, besonders von *Calycandus floridus* und *Thalictrum purpurascens*, die wohl kaum zum „*Capsella*-Typus“ gehören, deutlich die Chromatinkörner im Ruhekern gesehen und ihre Zahl mit der der Chromosomen übereinstimmend gefunden haben.[1] Hier handelt es sich aber nicht um eine für alle Kerne der betreffenden Pflanzen typische Erscheinung, vielmehr traten die chromatischen Ansammlungen nur in „gut ernährten Zellen“ auf. Es ließen sich wohl immer Zellen finden, jedoch die meisten Zellen wiesen sie nicht auf. In der größten Mehrzahl wird man bei Pflanzen des „*Fritillaria*-Typus“ keine Spur von den Chromosomen im ruhenden Kern direkt beobachten können. Hier muß man sich, wie gesagt, auf indirekte Beweise stützen.

---

[1]) R. Fick, l. c. 1905. p. 202.

[2]) l. c. 1904.

Rabl[2]) hat die von ihm zuerst beobachtete Polarität des Kernfadens als einen Beweis für das Erhaltenbleiben der Chromosomen angesehen. Ich habe dieser Erscheinung auch meine Aufmerksamkeit zugewandt und sehr häufig einen Pol und einen Gegenpol in der Orientierung der Chromosomen erkennen können (Fig. 22). Grégoire und Wygaerts[3]) haben allerdings eine solche regelmäßige Orientierung der Chromosomen bei ihrem Untersuchungsobjekt *Trillium* nicht finden können. Hier lagen die Chromosomen vielmehr, wenn auch mehr oder minder unter sich parallel, doch unregelmäßig im Kernraum verteilt. Gerade diese Unregelmäßigkeit in der Orientierung aber, die sie in gleicher Weise in Pro- und Telophase finden, scheint ihnen dafür zu sprechen, daß die in den Prophasen auftretenden Chromosomen keine Neubildungen sind. Denn würden sie einfach durch eine Teilung des Kernes in soviele Segmente, als Chromosomen vorhanden sind, in jeder Mitose neu entstehen, so ließe sich eine ganz regelmäßige Orientierung annehmen. So aber scheint den Autoren diese Unregelmäßigkeit ein ebenso sprechender Beweis für die Individualität zu sein als die bei anderen Pflanzen konstatierte Polarität.

Für das Erhaltenbleiben der Chromosomen fällt neben den von Grégoire und Wygaerts[4]) gemachten, schon oben erwähnten Beobachtungen, wonach der Kern als ein Kompositum von vakuolisierten, ihre räumliche Selbständigkeit dabei aber bewahrenden Chromosomen aufzufassen ist, auch der von ihnen erbrachte sichere Nachweis ins Gewicht, daß in den Prophasen der vegetativen Teilung kein zusammenhängendes Spirem vorhanden ist. Letzteres nahm man früher auf botanischem Gebiete wenigstens fast allgemein an. Es war aber vom Standpunkt der Individualitätshypothese nicht recht erklärlich, weshalb sich die Chromosomen in einem gewissen Stadium der Teilung zu einem zusammenhängenden Faden vereinigen sollten. Daher spricht der Nachweis, daß sie sich einzeln aus dem Gerüstwerk heraussondern, und nicht einen einzigen Faden bilden, für ihre Autonomie.

---

[1]) Overton, J. B., l. c. p. 123, 124.

[2]) Rabl, C., Über Zellteilung. (Morph. Jahrb. Bd. X. 1884.)

[3]) l. c. 1903.

[4]) l. c. 1904.

Anführen ließe sich auch zugunsten der Individualität der Chromosomen die Tatsache, daß bei einer Anzahl von Pflanzen die Chromosomen eine konstant verschiedene Größe aufweisen, und zwar kleinere und größere mit konstanter Zahl vertreten sind.

Wie man durch das Gesetz der Zahlenkonstanz der Chromosomen, wonach die Zahl der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden chromatischen Elemente direkt und ausschließlich davon abhängig ist, aus wieviel Elementen dieser Kern sich aufgebaut hat, „für die Annahme dauernder chromatischer Individuen“ nach Boveri[1]) erst die richtige Basis gefunden hat, so muß man in allen Fällen, in denen sich das Gesetz in auffallender Weise bestätigt, weitere Beweise für die Autonomie der Chromosomen erblicken. Auf zoologischem Gebiet sind nun in dieser Hinsicht interessante Beobachtungen gemacht worden, z. B., daß ein Bastard zwischen *Ascaris megalocephala univalens,* welches zwei, und *bivalens,* das vier Chromosomen in seinem somatischen Kernen besitzt,[2]) in allen seinen Kernen drei Chromosomen aufweist, und daß nach zur Straßen[3]) die durch Befruchtung von *Ascaris*-Rieseneiern, welche durch Kopulation verschiedener Eier gebildet werden, entstehenden Individuen eine je nach der Zahl der kopulierenden Eier verschiedene, bei einem einzelnen Individuum aber in allen Zellen konstante Chromosomenzahl enthalten. Auch botanischerseits hat das Gesetz der Zahlenkonstanz eine schöne Bestätigung gefunden durch den Nachweis, daß ein *Drosera*-Bastard, dessen beide Elternarten die Chromosomenzahlen 20 und 40 besitzen, in allen seinen vegetativen Kernen dreißig aufweist.[4])

Andererseits darf es nicht unerwähnt bleiben, daß gewisse Beobachtungen im Widerspruch mit dem Gesetz der Zahlenkonstanz, und damit auch mit der Hypothese der Chromosomenindivualität zu stehen scheinen. In gewissen Embryosackkernen, den Antipodenkernen, haben Guignard,[5]) Miß Sargant[6]) und Strasburger[7]) öfters Abweichungen von der Chromosomenzahl gefunden, und zwar traten gewöhnlich mehr Chromosomen auf, als die reduzierte Zahl der betreffenden Pflanze betrug. Man hat verschiedentlich eine Erklärung der Frage im Sinne der Individualitätshypothese versucht[8]), doch wäre eine genaue Nachprüfung der Erscheinungen erwünscht.

---

[1]) l. c. 1904.

[2]) Herla, V., Etude des variations de la mitose chez l'ascaride mégalocéphale. (Arch. de Biol. Bd. 13. 1893.)

[3]) Über die Riesenbildung bei *Ascaris*-Eiern. (Arch. für Entwicklungsmechanik. Bd. VII. 1898.)

[4]) Rosenberg, O., Das Verhalt. d. Chromos. in einer hybriden Pflanze. (Sond.-Abdr. a. d. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1903.)

[5]) Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire. (Ann. d. sc. nat. Bot. 6e Série. T. XX. 1885. p. 334.)

[6]) The formation of the sexual nuclei in *Lilium Martagon.* (Ann. of Bot. Vol. X. 1896. p. 468.)

[7]) Über Cytoplasmastrukturen, Kern- und Zellteilung. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXX. 1897. p. 403.)

[8]) Vgl. Strasburger, E., l. c. 1904. p. 142 u. Rosenberg, O., l. c. 1904.

Für die von Strasburger beschriebene merkwürdige Erscheinung, daß die auf ungeschlechtlichem Wege aus dem Prothallium von Farnen entstehenden Sprossungen diploidisch sind,[1]) geben Farmer, Moore und Digby[2]) eine Erklärung. Nach ihnen soll das Auftreten der Normalzahl der Chromosomen dadurch zustande kommen, daß der Kern einer Prothalliumzelle in eine Nachbarzelle übertritt, mit deren Kern verschmilzt, und dadurch den Anstoß zur Bildung des Sporophyts gibt. Sie finden nämlich an den Stellen, wo die Sprossungen auftreten, vielfach Zellen mit zwei Kernen. Ob diese Erklärung richtig ist, bedarf noch einer Prüfung.

Einer Erklärung harren noch von Němec[3]) gemachte Beobachtungen, welcher durch Einwirkung von Chloralhydrat auf Wurzelspitzen in manchen Zellen doppelwertige Kerne erhalten konnte. Die Doppelwertigkeit der Kerne konnte er durch mehrere Kerngenerationen hindurch in den Mitosen feststellen, nach einiger Zeit aber fand er nur noch Kerne mit normaler Chromosomenzahl vor. Němec glaubt, daß durch eine Reduktionsteilung die Normalzahl der Chromosomen in den Kernen wiederhergestellt würde, doch ist dies bloß eine Vermutung, für die keine näheren Anhaltspunkte vorhanden sind.

So gibt es noch eine Anzahl Erscheinungen, die nicht in rechtem Einklang mit der Theorie der Chromosomenindividualität stehen, und die noch eine nähere Untersuchung erheischen. Doch kann man in Anbetracht des großen Beweismateriales, das man zu Gunsten der Theorie angehäuft hat, heute kaum noch an ihrer Giltigkeit zweifeln.

Figurenerklärung.

Die sämtlichen Bilder wurden nach Mikrotomschnitten mit Hilfe der Abbé'schen Camera lucida gezeichnet unter Anwendung der Leitz'schen $^1/_{16}$ Ölimmersion und der Okulare 3, 4 und 5.

Fig. 1: Ruhender Kern aus einem jungen Nebenblatt von *Capsella* B. p Ok. 4.

Fig. 2 und 3: *Sisymbrium strictissimum.* Ok. 5.

Fig. 2: Diakinesestadium.

Fig. 3: Ruhender Kern aus einem jungen Nebenblatt.

Fig. 4—6: *Brassica Napus.* Ok. 5.

Fig. 4: Diasterstadium der ersten Teilung in Polansicht.

Fig. 5: Ruhender Kern einer jungen Gefäßzelle.

Fig. 6: Pollenkern.

Fig. 7: Ruhender Kern aus einer jungen Gefäßzelle von *Stenophragma Thalianum.* Ok. 5.

Fig. 8: Aequatorialplatte der ersten Teilung von *Stenophragma Thalianum.* Ok. 5.

---

[1]) Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbild. etc. Jena 1900.

[2]) An the cytologie of apogamie and aposporie. (Proc. of the Royal Soc. Bot. LXXXI. 1903.)

[3]) Němec, B., Über d. Einwirkung d. Chloralhydrats a. d. Kern- und Zellteilung. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. 1904.)

Fig. 9: Äquatorialplatte der zweiten Teilung von *Stenophragma Thalianum*. Ok. 5.

Fig. 10 und 11: *Alyssum Wierzbikii*. Ok. 3.

Fig. 10: Ruhender Kern aus einer jungen Haarzelle.

Fig. 11: Äquatorialplatte der zweiten Teilung.

Fig. 12: Ruhender Kern aus einer jungen Haarzelle von *Alyssum argenteum*. Ok. 5.

Fig. 13 und 14: *Iberis pinnata*.

Fig. 13: Diakinesestadium. Ok. 3.

Fig. 14: Ruhender Kern einer Gewebezelle der Blütenregion. Ok. 5.

Fig. 15—20: *Lunaria biennis*.

Fig. 15: Ruhender Kern einer Gewebezelle der Blütenregion. Ok. 5.

Fig. 16: Ruhender Kern einer jungen Haarzelle. Ok. 5.

Fig. 17: Ruhender Kern einer etwas älteren Haarzelle. Ok. 3.

Fig. 18: Ruhender Kern einer noch älteren Haarzelle. Ok. 5.

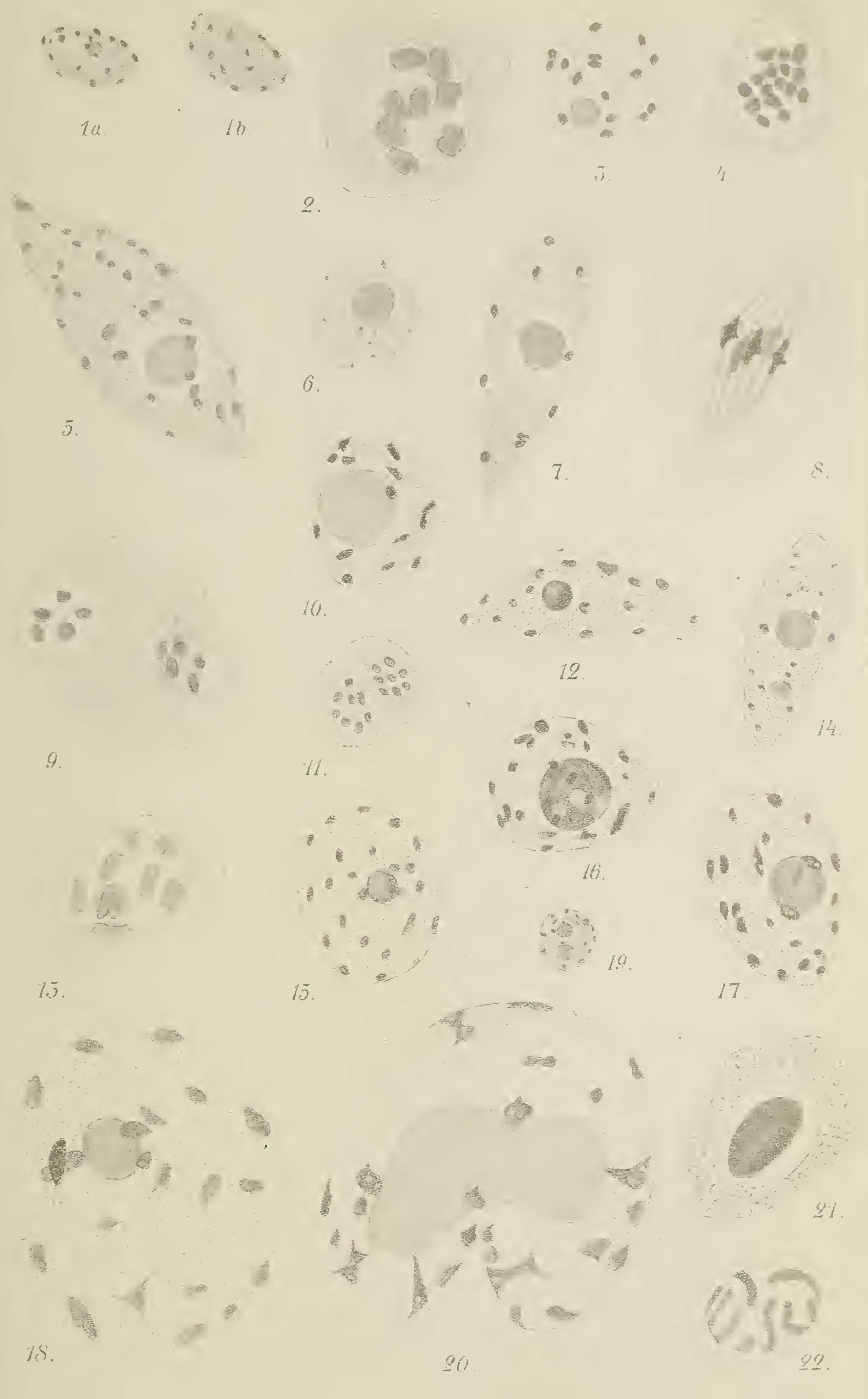
Fig. 19: Ruhender Kern einer Gewebezelle in der Nähe des Vegetationspunktes. Ok. 3.

Fig. 20: Ruhender Kern einer alternden Haarzelle. Ok. 3.

Fig. 21: Ruhender Kern einer Haarzelle von *Hesperis matronalis*. Ok. 5

Fig. 22: Kern von derselben Pflanze nach vollzogener Sonderung der Chromosomen. Polansicht. Ok. 3.

3 JUL. 1907


1a.
1b.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
10.
12.
9.
11.
14.
16.
13.
15.
19.
17.
18.
20.
21.
22.

F. Laibach gez. Verlag von C. Heinrich, Dresden-N. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena

[illegible]

Le bois centripète dans les bractées et dans les écailles des Conifères.

Par

Ch. Bernard,

Dr. ès Sciences.

Avec 50 figures dans le texte.

Dans les „Beihefte zum botanischen Centralblatt", j'ai publié en 1904, une étude sur le bois centripète dans les feuilles des Conifères [1]), travail à propos duquel Monsieur le Professeur Bertrand a bien voulu m'adresser de très bienveillantes et très intéressantes critiques, d'abord dans une lettre [2]), ensuite de vive voix. Comme je veux essayer de discuter et de réfuter quelques-unes de ses observations, il ne m'en voudra pas, j'espère, de donner ici les arguments qu'il m'a présentés.

Il m'écrit: „. . . . je ne crois pas que vous ayez réussi à établir la conclusion que vous présentez. Je ne crois pas que le tissu aréolé ou réticulé soit du bois primaire à différenciation centripète. Sur vos figures, je lui retrouve des alignements qui indiquent un tissu tardif. Je songerais presque à des lièges diffus. Je ne crois pas, malgré les réactions colorées des matières imprégnantes de la paroi, que ce tissu soit du bois, xylem, et moins encore un bois primaire centripète équivalent au métaxylème des *Poroxylon,* des *Lyginodendron,* des *Cordaites* ni à celui d'une feuille de *Cycas* [3]). . . . . . Je ne crois pas établies les conclusions que notre éminent confrère, M. Worsdell a formulées. En particulier, l'argument tiré de la structure du faisceau des cotylédons, ne me paraît nullement probant. On a là la fin de l'insertion d'une lame ligneuse d'un faisceau multipolaire de racine large sur un ou plusieurs faisceaux de feuille imparfaite.

Je vois enfin que la feuille des Pins vous a arrêté, et je conclus . . . . . qu'il faut être extrêmement prudent et réservé dans l'interprétation de ce tissu aréolé ou réticulé qui joue probablement le rôle conducteur du bois, mais, qu'après trente ans, je ne puis pas considérer comme du bois. — Il y a des gaînes subéreuses chez les plantes fossiles, qui ont des éléments ayant toutes les ornementations du bois."

---

[1]) Bernard, Beihefte z. bot. Cbl. Bd. XVII. 1904. Heft 2. p. 241.

[2]) Bertrand, In litteris, 15 Août 1904.

[3]) C'est Monsieur Bertrand qui souligne.

Dans mon précédent mémoire, j'insistais sur ce fait que ces notes n'avaient aucun caractère définitif, que je pensais reprendre certains points ici et là, et compléter mon travail par l'étude plus approfondie de quelques types intéressants ou de faits en apparence contradictoires.

M. Bertrand me dit entre autres que, la feuille des Pins m'ayant arrêté, j'aurais dû me montrer extrêmement prudent et réservé dans mon interprétation. En effet, la structure des aiguilles de *Pinus* est anormale, et le tissu aréolé n'y présente pas les caractères qui pourraient le faire reconnaître comme bois centripète. Mais le fait que ce tissu s'est modifié dans les feuilles, en vue, je n'en disconviens pas, d'une fonction physiologique, n'infirme en rien, à mon avis, la théorie générale. Si le moindre fait semblant s'éloigner du type classique devait toujours démolir une hypothèse, combien de théories tiendraient encore debout? Du reste, le genre *Pinus* n'est pas complètement anormal, et nous verrons ci-après qu'il présente dans certains de ses organes, du xylème centripète tout à fait typique. Cet argument tombe donc de lui-même, et je l'avais déjà prévu, quand je disais dans les conclusions de mon premier travail[1]): „Ce bois centripète peut être modifié dans un but fonctionnel; . . . . et son origine sera difficile à saisir dans les types très modifiés." Et j'ajoutais[2]): Dans les types très modifiés, il est vraisemblable que l'origine du centripète sera constatée identique à celle des types moins anormaux, par l'observation de coupes en séries ou par l'examen de divers organes: cotylédons, feuilles très jeunes, peut-être écailles des cônes." Et à plusieurs reprises, j'avais appuyé dans le cours du travail sur ce fait, quand je répétais[3]) que les types très modifiés comme *Araucaria*, *Pinus*, *Abies* etc., devaient faire l'objet d'une étude spéciale dans différentes de leurs parties qui décéleraient sans doute des bois centripètes caractéristiques et normaux. Je rappelais à ce propos[4]), que Worsdell avait pu reconnaître chez les cotylédons de *Pinus sylvestris*, un tissu centripète occupant la position normale près du bois secondaire, et en relation avec le protoxylème. Argument que M. Bertrand se refuse à considérer comme probant.

Je n'avais étudié jusqu'ici, chez les Conifères que les feuilles assimilatrices, mais je pus constater que mes prévisions étaient fondées, et qu'il fallait, pour élucider certains points, s'attaquer aussi à l'étude d'autres organes. C'est ce que j'ai donc fait et je publie ici les nouveaux résultats obtenus, résultats qui me paraissent éclaircir quelques détails encore obscurs ou qui semblaint s'écarter de la théorie générale: les bractées et les écailles de types dont les feuilles s'étaient montrées des plus anormales, ont pu être reconnues posséder du xylème centripète tout à fait normal.

---

[1]) Bernard, loc. cit. page 306.
[2]) Id., page 307.
[3]) Id., pages 254, 304, 305, 306.
[4]) Id., page 258.

Et il me semble voir dans ce fait d'un cacactère ancien supprimé ou très modifié dans les feuilles et conservé dans les organes floraux, un argument de plus en faveur de la conception de ce tissu comme bois centripète. J'ai déjà signalé cet argument¹), mais je n'y ai peut-être pas suffissamment insisté, et j'y reviens ici, car je le crois de toute première importance pour la démonstration de la théorie:

Le bois centripète, organe ancien, se rencontre avec son maximum de développement chez les Cryptogames vasculaires, il se retrouve en compagnie du bois centrifuge dans les troncs des Diploxylées fossiles; il disparaît du tronc, mais persiste dans les feuilles des Cycadées; j'ai pu constater qu'il existe encore, parfois très modifié, dans les feuilles des Conifères, et notamment à leur extrémité, c'est-à dire dans la région qui, logiquement, doit avoir conservé le plus longtemps ce caractère ancestral; et je puis ajouter maintenant, que dans tous les genres même dans les types où le bois centripète des feuilles est le plus modifié, ce tissu persiste de la façon la plus caractéristique dans les organes floraux qui ont donc, ici comme dans d'autres cas, conservé le type ancien que les autres organes ont déjà perdu. Et j'estime que la persistance de ce tissu dans les bractées et les écailles des Conifères, et les observations faites dans toute la série des Archégoniates, où on peut suivre sa lente, mais progressive disparition, tout cela est une preuve de plus à ajouter à toutes celles déjà données pour le caractériser comme bois centripète: les initiales, les réactions colorées et les sculptures des membranes, l'apparence générale etc.

Monsieur Bertrand me dit encore qu'il retrouve dans mes figures des alignements indiquant un tissu tardif qui le fait penser à des lièges diffus; il ajoute qu'il ne croit pas, malgré les réactions colorées des cellules que ce tissu soit du bois. Mais alors, par quoi caractériser un tissu, si ce n'est ni par les initiales, ni par les réactions des substances imprégnant les membranes des cellules, ni par le contenu de celles-ci, ni enfin par la comparaison avec des tissus tout-à-fait analogues? Et alors, sur quoi se base-t-on pour admettre chez les Cycadées, par exemple, que les éléments du bois centripète sont bien, en effet, du xylème?

J'ai refait à maintes reprises sur mes coupes à travers les feuilles et les organes floraux des Conifères, les réactions classiques des cellules ligneuses et des cellules subéreuses, et toutes m'ont convaincu que les cellules du tissu en question étaient bien de tous points comparables à toutes les cellules ligneuses, et surtout comparables à celles du bois centripète des Cycadées ou des xylèmes primaires en général. On voudrait peut-être admettre que le bois centripète des Cycadées ne fût pas du xylème; à cela,

---

¹) Bernard, loc. cit., page 259.

je n'objecterais rien, pourvu que l'on admette en tout cas l'homologie complète entre ce tissu et celui qui lui correspond chez les Conifères.

Je n'ai pas saisi quels alignements M. Bertrand a bien pu constater dans mes dessins; je n'ai pas pu les apercevoir; des alignements, d'autre part, rendraient nécessaire, il me semble, l'existence d'une assise génératrice. Or, je suis certain qu'il n'y en a dans aucun des types examinés par moi. Il s'agit donc bien ici d'un tissu spécial, d'origine primaire, différencié de façon absolument identique aux éléments du protoxylème et du bois primaire centrifuge.

M. Bertrand pense à un tissu tardif; j'ai encore un autre argument à avancer pour démontrer au contraire qu'il s'agit d'une formation très nettement primaire: toutes les fois que j'ai pu examiner des organes très jeunes les initiales du bois centripète apparaissaient au moins aussi vite que les initiales du centrifuge.

En outre, si M. Bertrand, malgré les réactions colorées, malgré les épaississements aréolés ou réticulés des membranes, malgré les initiales, ne peut se convaincre qu'il s'agisse de xylème, je ne puis pas saisir, moi non plus, pour quelles raisons il pense à des „lièges diffus". Le tissu qui nous occupe ne présente aucun caractère de cellules subérisées de formation primaire ou secondaire. Il présente au contraire, comme je l'ai déjà dit, et comme j'espère le démontrer par les exemples que je donnerai plus loin, nombre de détails qui le rendent tout-à-fait comparable avec le bois centripète des Cycadées.

Le fait de l'existence chez les fossiles de gaînes subéreuses à éléments ayant toutes les ornements de cellules du bois, n'est pas selon moi un argument à invoquer contre l'interprétation du tissu qui nous intéresse comme bois centripète. Je ne suis pas sans connaître l'existence de ces tissus chez les fossiles ou ailleurs, ou de cellules isolées dans telle plante ou dans tel organe, cellules possédant les ponctuations aréolées ou les réticulations ordinairement typiques pour les éléments du bois. J'ai déjà rappelé dans mon précédent travail des exemples de semblables formations: j'ai cité entre autres les cellules de passage du péricycle d'*Iris*, avec leurs épaississements réticulés, puis les séries externes des rayons médullaires des Conifères, avec leurs ponctuations aréolées si distinctes, enfin les cellules à épaississements spiralés du velum, chez les racines aériennes des Orchidées; mais la présence de toutes ces formations, différenciées uniquement en vue de leur fonction conductrice, ne parle pas contre l'existence de bois centripète chez les Conifères; tout au plus pourra-t-elle apporter un argument de plus en leur faveur en expliquant combien facilement ce xylème, typique d'abord, aura pu se modifier en vue d'une fonction déterminée, pour devenir chez certains genres presque méconnaissable. D'autre part, ira-t-on dire, par exemple que le bois centripète de *Cycas* est un liège, parce que, chez ce même *Cycas*, il existe dans le parenchyme foliaire un „hydrostéréome transversal" dont les cellules sont tellement identiques à celles du xylème qu'il sera presque impossible de délimiter nettement les deux tissus?

Je ne veux pas discuter plus longuement les observations que M. Bertrand m'a très obligeamment adressées, et je ne puis d'ailleurs le faire de façon plus complète, puisque le savant anatomiste de Lille ne m'a communiqué ses arguments que dans une lettre malheureusement trop courte et sans les accompagner de bien amples développements. Mais je crois que les exemples que je donnerai ci-dessous feront comprendre mieux qu'une oiseuse dissertation les points qu'il s'agit de mettre en lumière, et les intéressantes comparaisons que l'on peut faire entre le bois centripète des Cycadées et le tissu correspondant des Conifères.

Avant de passer à la description de mes figures, je veux d'abord faire une remarque à propos d'une observation de Worsdell; cet auteur indiquait le bois centripète des Conifères comme devant se trouver, dans sa situation normale, en contact avec le protoxylème; si cette situation est en effet réalisée dans beaucoup de cas (voir entre autres mes figures d'*Agathis*), il ne faudrait pas tirer de sa non réalisation un argument contre le bois centripète; puisque chez beaucoup de Cycadées, le xylème centripète est séparé du protoxylème par une et même par deux assises de parenchyme.

* * *

J'ai donc examiné quelques types d'écailles et de bractées; il va sans dire qu'il sera bon d'étendre cette étude et de compléter ces renseignements par l'examen d'un nombre de genres aussi grand que possible, et qui tous; j'en suis convaincu d'avance, donneront toujours des résultats concordants. Du reste les exemples que je donne ci-après me paraissent suffisants déjà pour élucider plusieurs points. J'ai ajouté en outre, à propos des feuilles de *Ginkgo* quelques détails qui complètent ou rectifient certaines de mes précédentes affirmations, et j'ai donné en outre, ici et là, les dessins de coupes faites à travers des feuilles ou écailles de Cycadées, comme terme de comparaison.

Abréviations:

Cp. = Xylème centripète.
I. Cp. = Initiales du xylème centripète.
Px. = Protoxylème.
Cf. = Xylème centrifuge.
X″ = Bois secondaire.
L. = Liber.
F. = Fibres.

Agathis borneensis.

J'ai eu l'occasion d'étudier à Buitenzorg les écailles des cônes mâles et des cônes femelles de cette espèce. Le genre *Agathis* m'avait déjà, d'ailleurs, donné de bons résultats dans l'étude du bois centripète des feuilles de son appareil végétatif; quant à l'anatomie des écailles; elle n'a pu que m'ancrer davantage dans mon opinion précédente, à savoir qu'il s'agit ici véritablement d'un xylème bien caractérisé et absolument comparable avec celui des Cycadées. J'ai fait également dans cette espèce des coupes longitudinales dans les écailles mâles et femelles, pour les comparer à

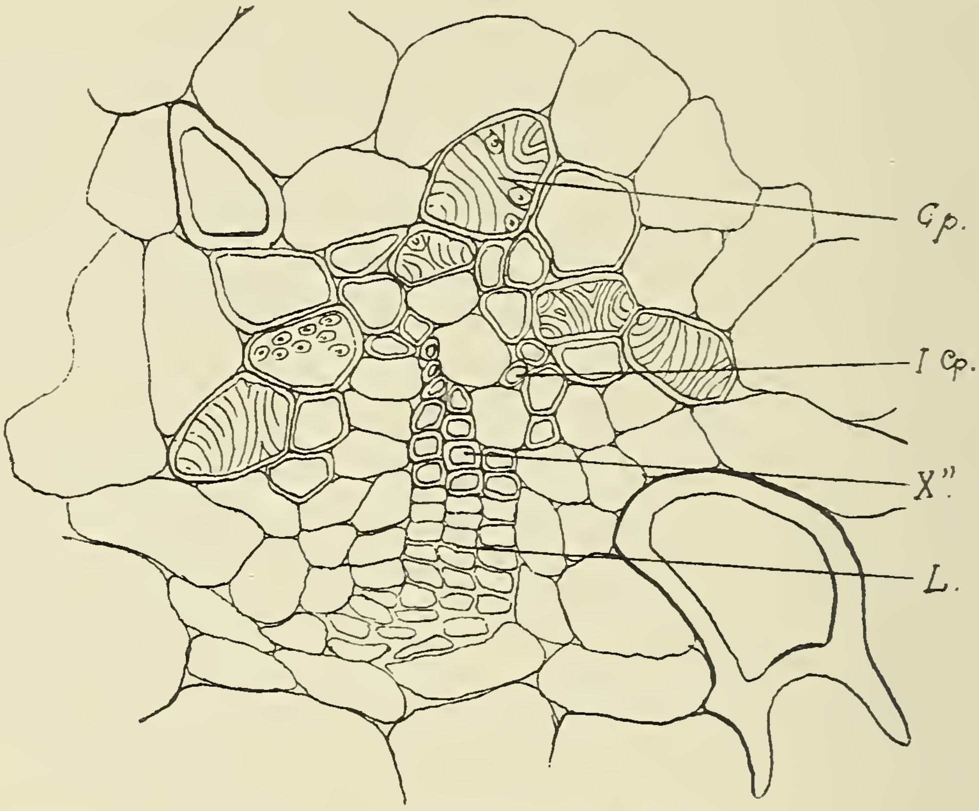


Fig. 1. *Agathis borneensis.*
Coupe transversale par le milieu d'une écaille mâle. Cf. Cp. aréolé et réticulé, disposé en arc de cercle.

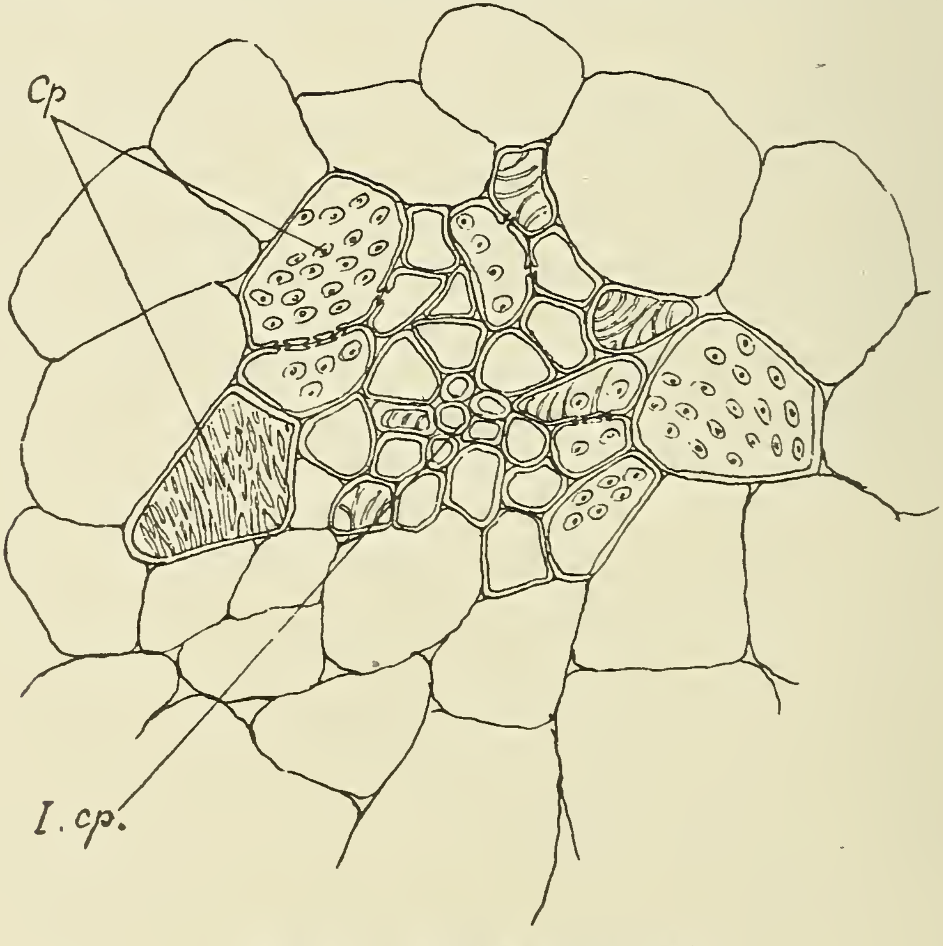


Fig. 2. *Agathis borneensis.*
Coupe transversale par le sommet d'une écaille mâle. Cf. disparu. Cp. mésarche.

des coupes longitudinales effectuées dans les feuilles d'une Cycadée; et j'ai pu me convaincre que les analogies sont si grandes, qu'il serait à peu près impossible à l'observateur, même exercé, de distinguer, par le seul examen des détails des cellules, qui nous intéressent, s'il est en présence d'une coupe d'*Agathis* ou d'une coupe de Cycadée.

Les écailles des cônes mâles d'*Agathis borneensis* sont constituées par une sorte de pétiole ou d'onglet surmonté d'une partie renflée et élargie. Comme on le sait, toutes ces écailles très serrées, et imbriquées forment un cône renfermant sous la protection des parties dures les nombreux sacs polliniques suspendus à la base de la portion renflée de l'écaille.

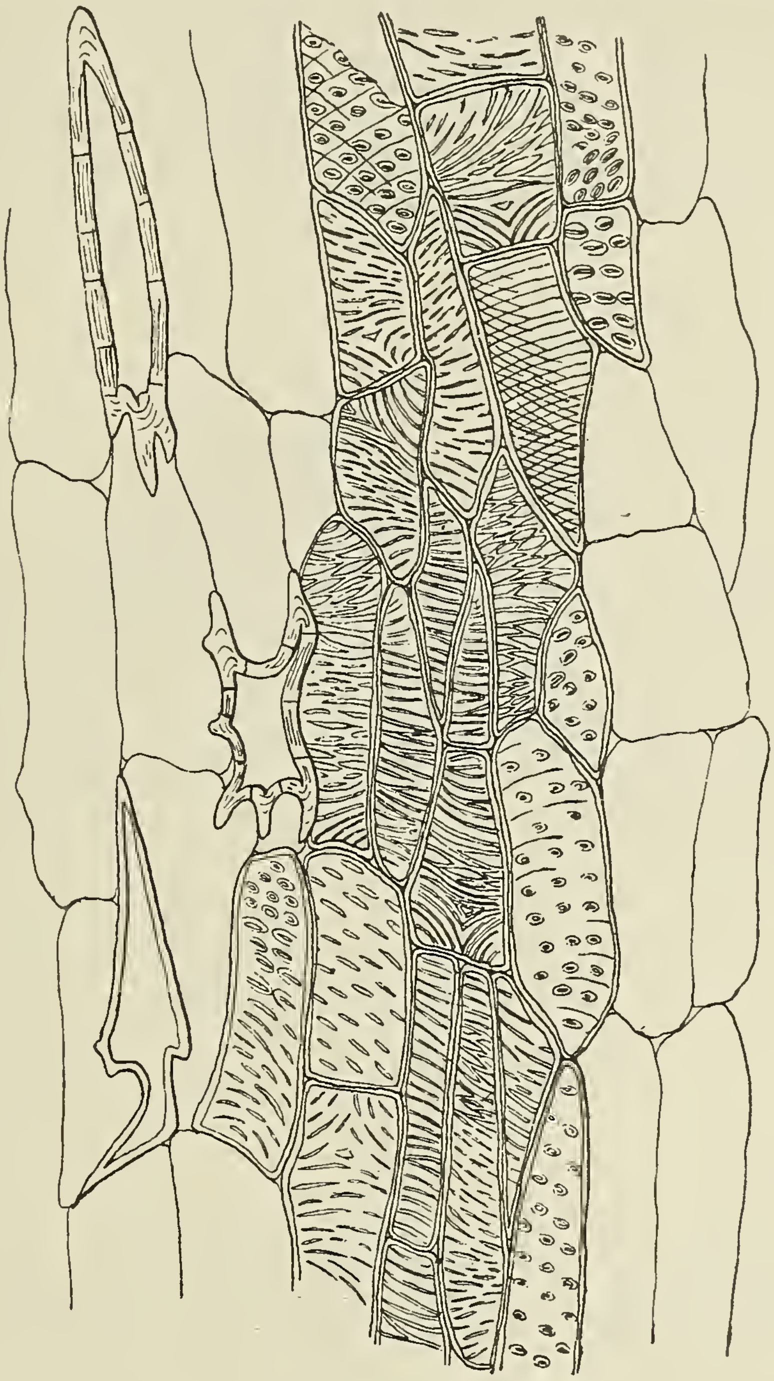


Fig. 3. *Agathis borneensis.*
Coupe longitudinale vers le sommet d'une écaille mâle. Cp à éléments aréolés et réticulés peu allongés.

Des coupes effectuées dans l'onglet ne peuvent pas mettre en évidence trace de bois centripète; mais, dès la base de la partie élargie, on peut apercevoir quelques éléments de xylème latéralement aux cellules les plus petites du bois secondaire; ce xylème primaire, à différenciation nettement centripète, devient plus abondant à mesure que l'on s'élève dans l'écaille, il s'étend en arc de cercle, laisse voir ses initiales bien distinctes du côté du protoxylème et ses éléments périphériques à parois réticulées ou aréolées (Fig. 1). Plus haut, le liber et le bois secondaire entrent en régression, ils finissent par disparaître complètement, et le centripète persiste seul et prend vers l'extrémité de la nervure une importance de plus en plus considérable; il finit par présenter une structure très évidemment mésarche (Fig. 2).

La coupe longitudinale passant dans une région assez rapprochée de l'extrémité de l'écaille, montre les cellules relativement courtes du bois centripète avec leurs épaississements variés, réticulés ou aréolés, ou offrant tous les passages des formations réticulées aux spirales et aux alvéoles (Fig. 3).

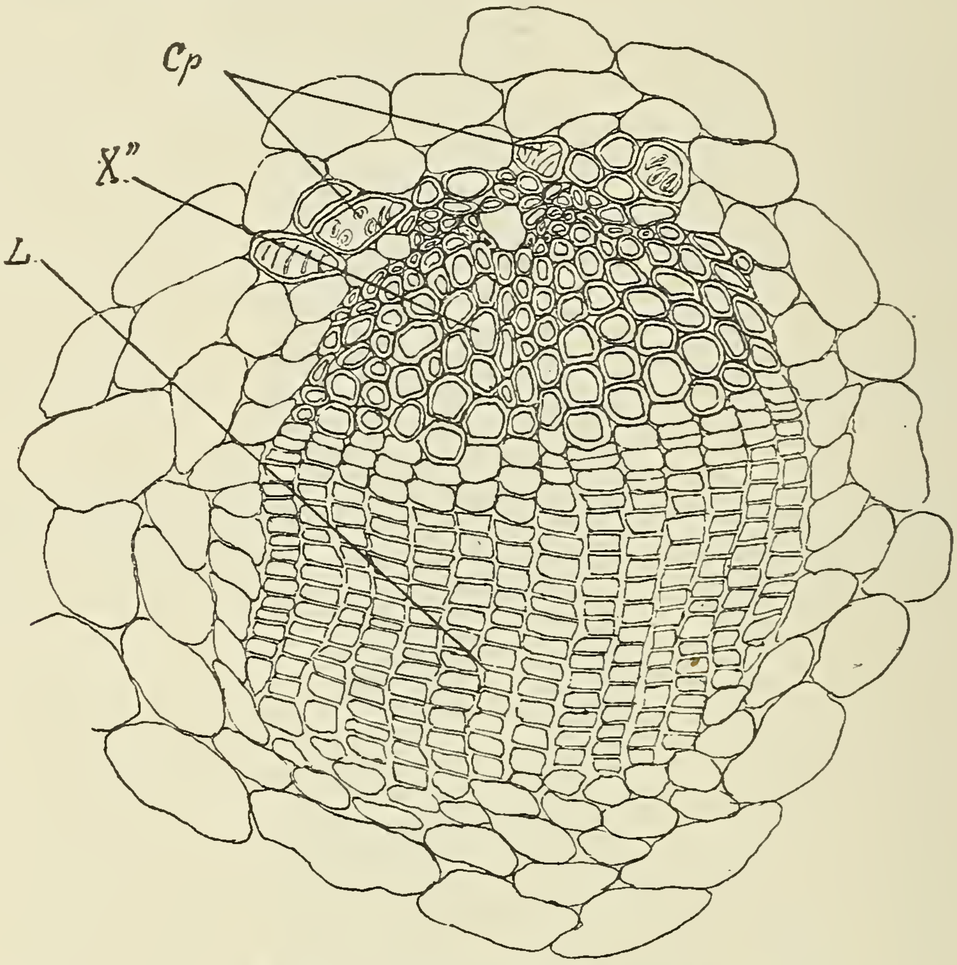


Fig. 4. *Agathis borneensis.*
Coupe transversale par la base d'une écaille femelle. Cp. peu développé en arc de cercle, aréolé et réticulé; initiales confondues avec le Px.

Les mêmes observations peuvent se faire dans les grandes lignes à propos des écailles femelles de cette même plante:

A leur base, le liber et le bois secondaire sont abondants, mais déjà on peut constater quelques éléments de xylème réticulé et aréolé (Fig. 4), dont les initiales se confondent d'ailleurs avec celles du bois centrifuge. Un peu plus haut, ce dernier diminue progressivement, de même que le phloème, tandis qu'au contraire les éléments du xylème centripète augmentent en nombre et en dimensions et montrent leurs cellules de plus en plus caractéristiques: leurs initiales petites et confondues souvent avec les cellules les plus petites du xylème secondaire, et leurs cellules périphériques, plus grandes et à ornementations surtout aréolées (Fig. 5, 6, 7). Quelquefois, deux faisceaux étant voisins, leurs bois centripètes sont si développés, qu'ils se réunissent et qu'ils se replient entre les faisceaux du côté du liber. J'ai pensé qu'on pourrait peut-être m'objecter cette disposition anormale et l'utiliser pour combattre mon interprétation de ce tissu; cette disposition est un passage à des types plus anormaux encore où le xylème centripète entoure tout le faisceau comme d'une gaîne de tissu réticulé et aréolé; elle est un passage aussi aux genres qui présentent les plus grandes modifications du centripète; de sorte que, vu son importance,

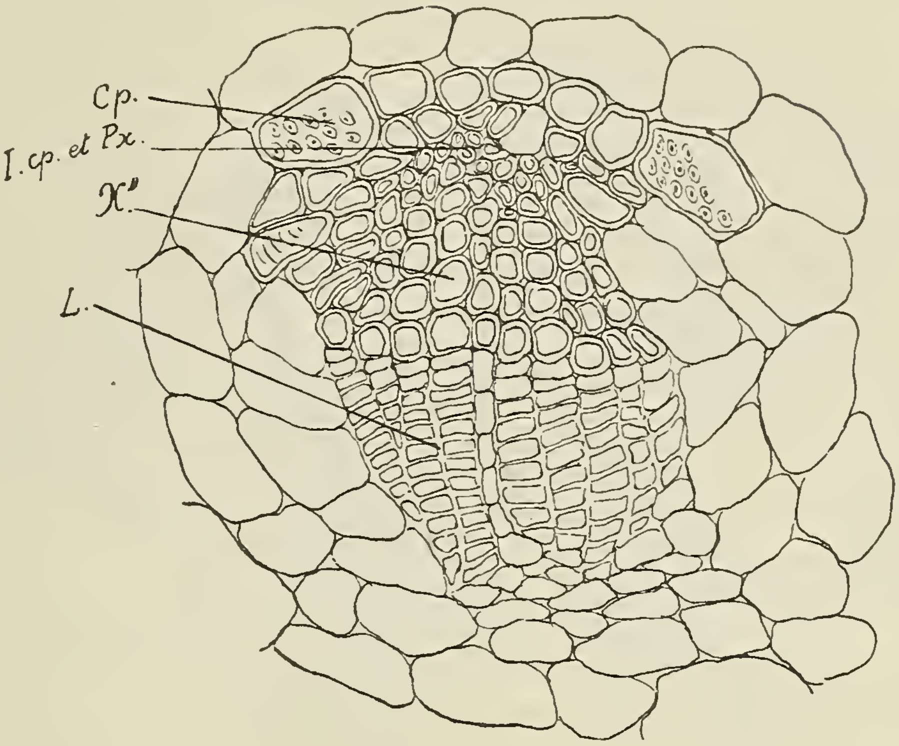


Fig. 5. *Agathis borneensis.*
Coupe transversale au-dessus de la base d'une écaille femelle; le Cf. diminue, le Cp. se développe davantage.

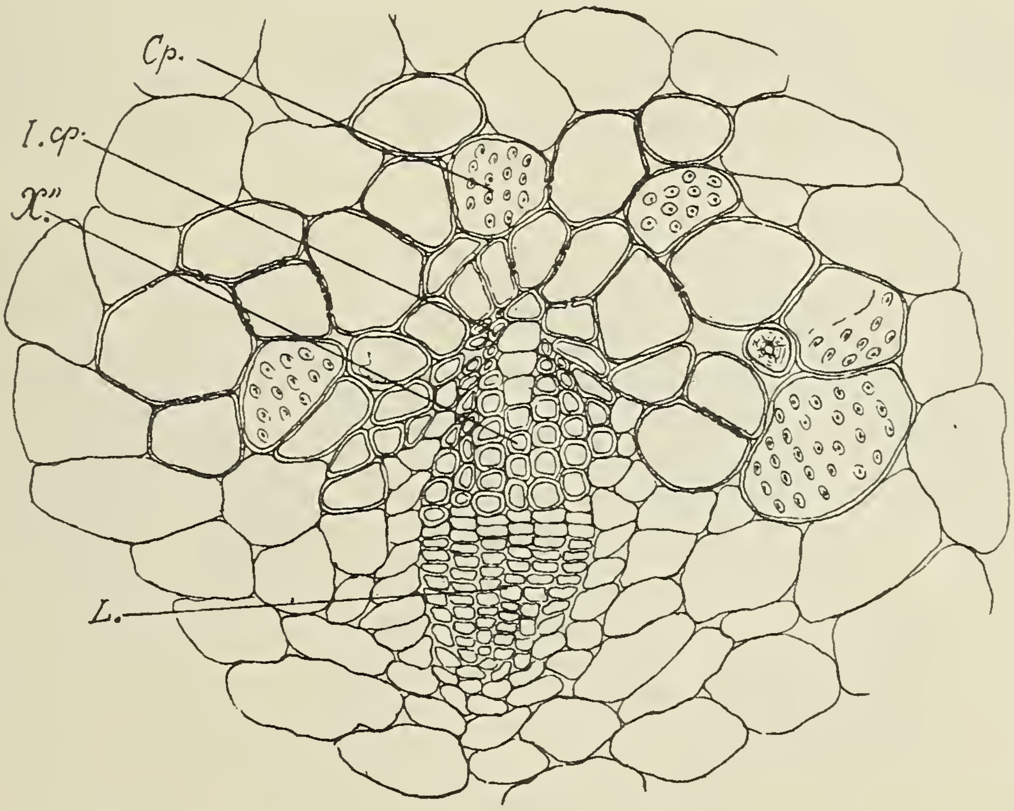


Fig. 6. *Agathis borneensis.*
Coupe transversale au milieu d'une écaille femelle; diminution du Cf., augmentation du Cp. aréolé.

j'ai pensé qu'il valait mieux répondre dès le début à ceux qui seraient tentés de l'interprêter comme preuve négative pour affirmer qu'il s'agit tout simplement d'un parenchyme quelconque différencié en vue d'une fonction conductrice, quelque chose d'analogue aux hydrostéréomes transversaux. A cet effet, j'ai fait des coupes dans une écaille femelle de *Zamia Miqueli* et j'ai pu y reconnaître entre les deux faisceaux une disposition tout à fait semblable du bois, dont la nature centripète n'est cependant ni discutable ni discutée. (Comparez les figures 8 pour *Agathis*, et 9 pour *Zamia.*)

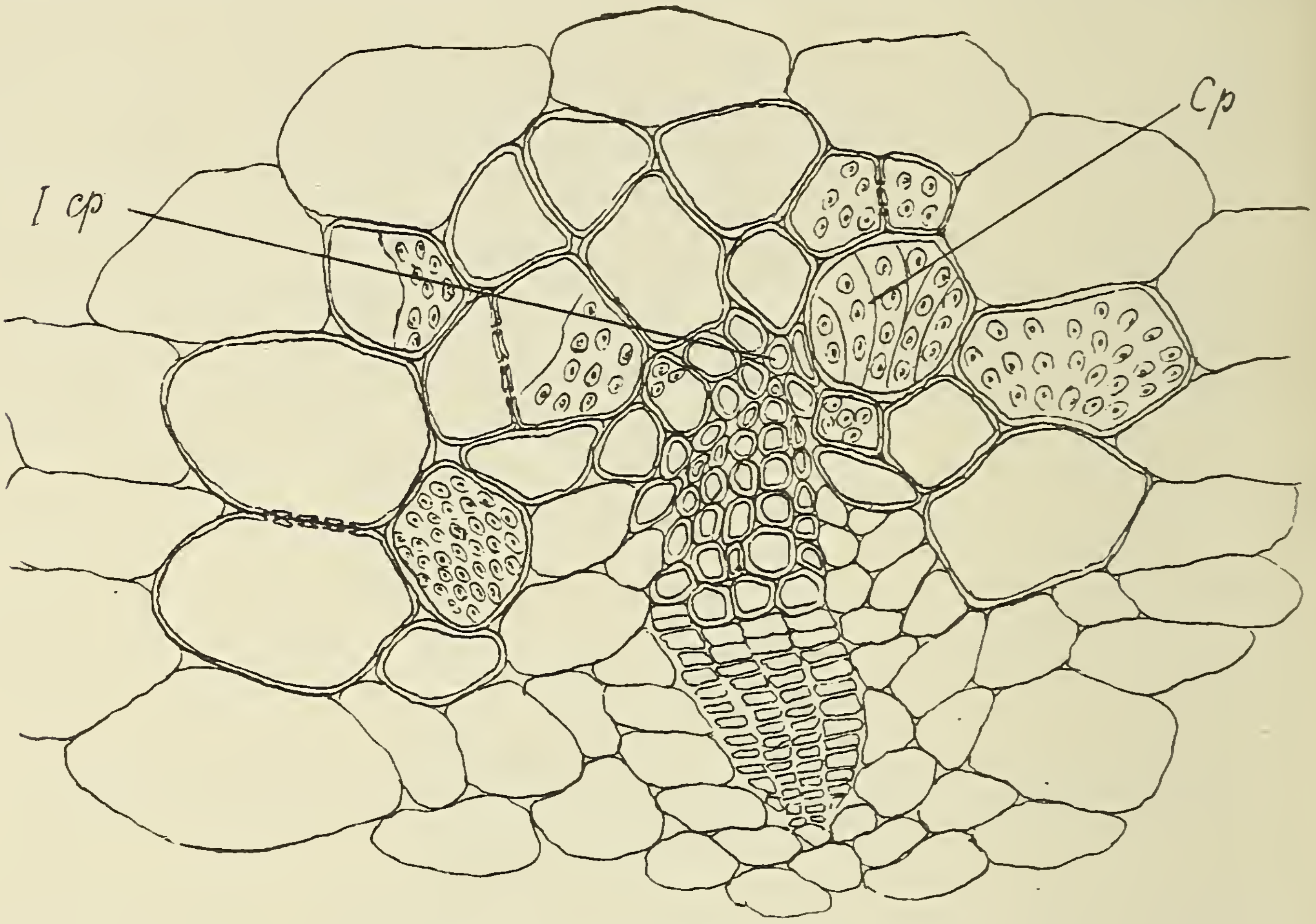


Fig. 7. *Agathis borneensis.*
Comme pour la figure 6.

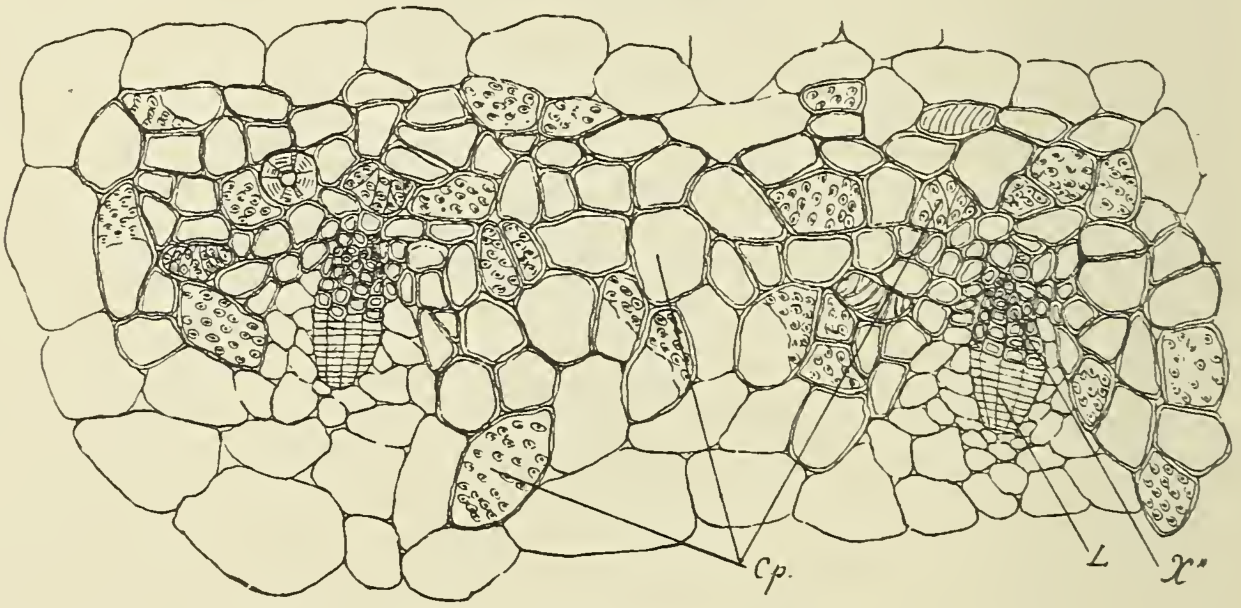


Fig. 8. *Agathis borneensis.*
Coupe au travers d'une écaille femelle. Deux faisceaux dont le Cp. en arc de cercle s'est réuni de l'un à l'autre et s'est recourbé vers le liber.

Vers le sommet des nervures, chez les écailles femelles d'*Agathis* comme chez les mâles que nous venons d'étudier, comme aussi chez les feuilles de ce même genre, nous assistons à la disparition du centrifuge et à l'augmentation du centripète; ce dernier, après avoir été en arc de cercle, prend une structure mésarche bien nette, avec ses initiales au centre et ses cellules de plus en plus grandes vers la périphérie (Fig. 10).

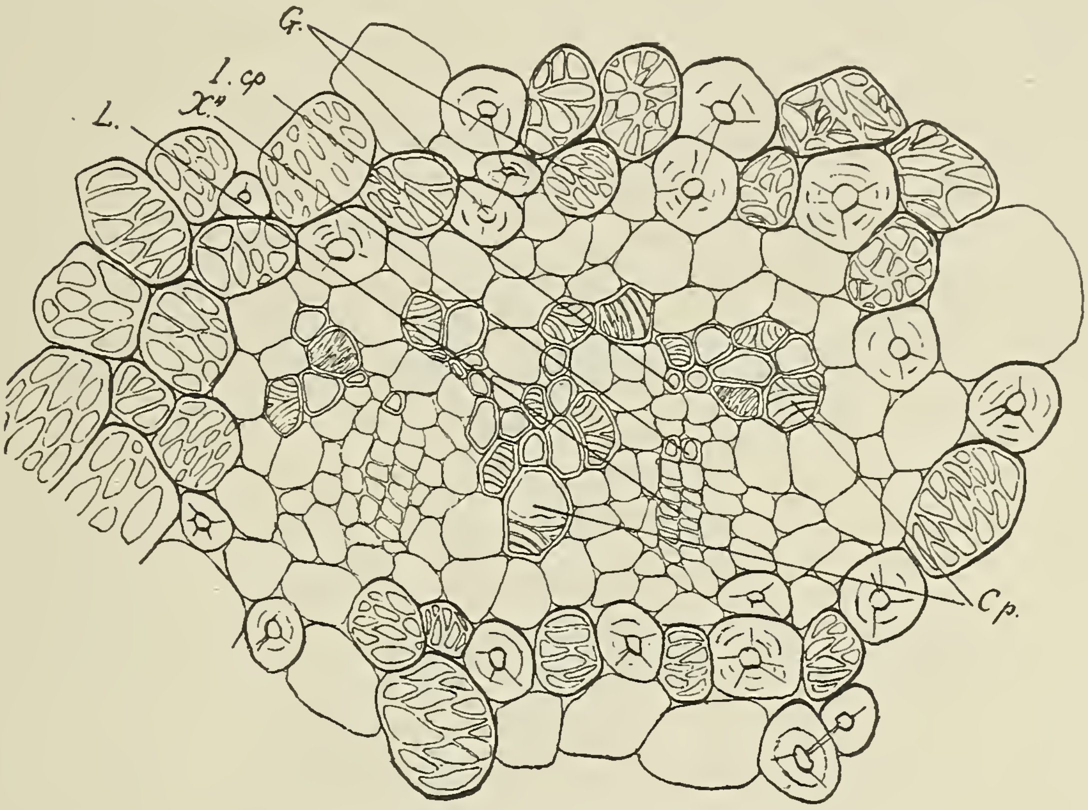


Fig. 9. *Zamia Miqueli.*
Coupe transversale par une écaille femelle, pour comparer avec la fig. 8. Deux faisceaux dont le Cf. est très peu développé ont un Cp. abondant en arc de cercle; les Cp. des deux faisceaux se sont réunis et se recourbent de concert dans la direction du liber.

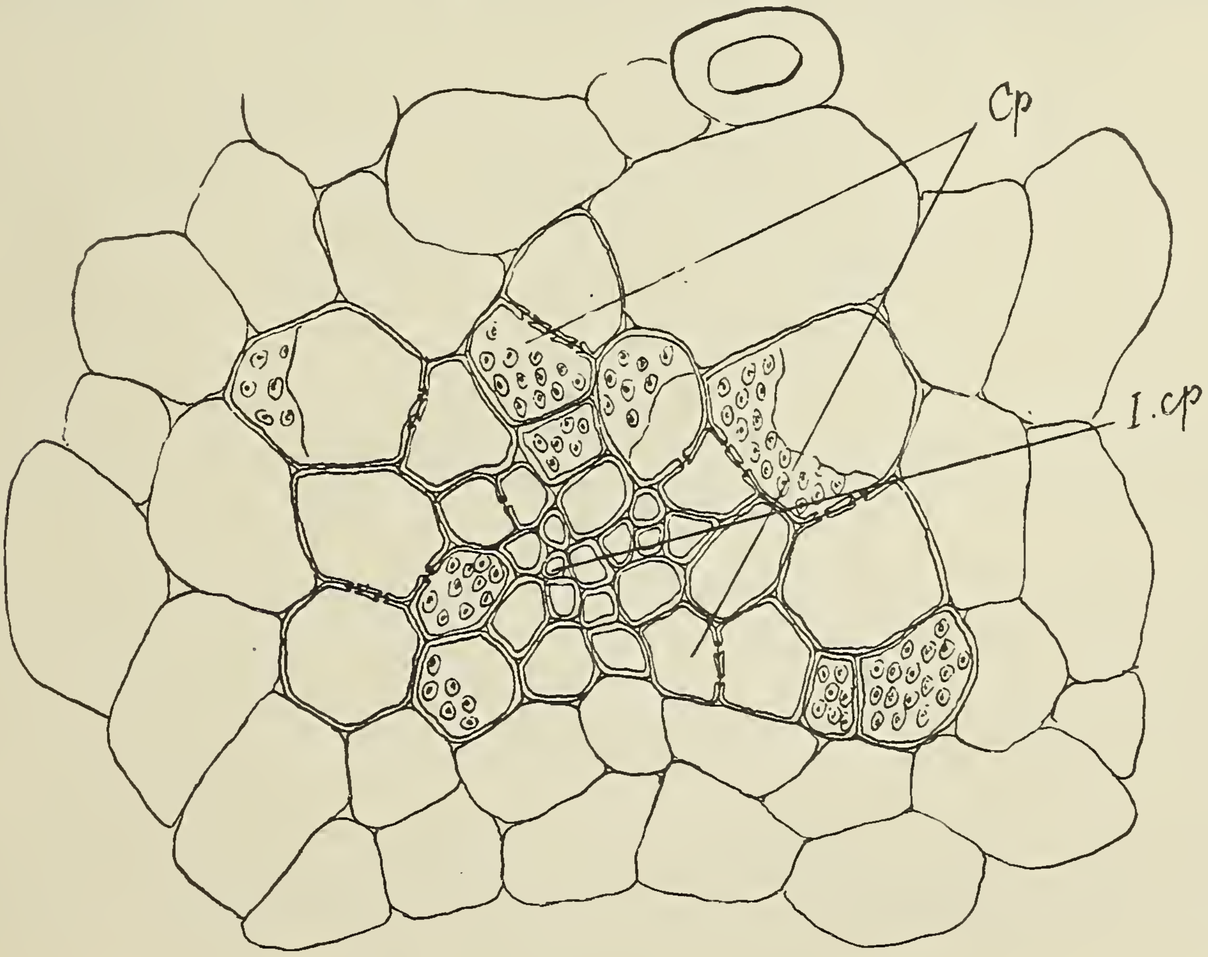


Fig. 10. *Agathis borneensis.*
Coupe transversale par le sommet d'une écaille femelle. Cf. disparu, Cp. aréolé, mésarche.

Ce centripète d'*Agathis* est, me semble-t-il, tout aussi typique que celui de certaines Cycadées, et je place ici, pour les comparer des dessins de coupes faites à travers des écailles *Zamia Miqueli*.

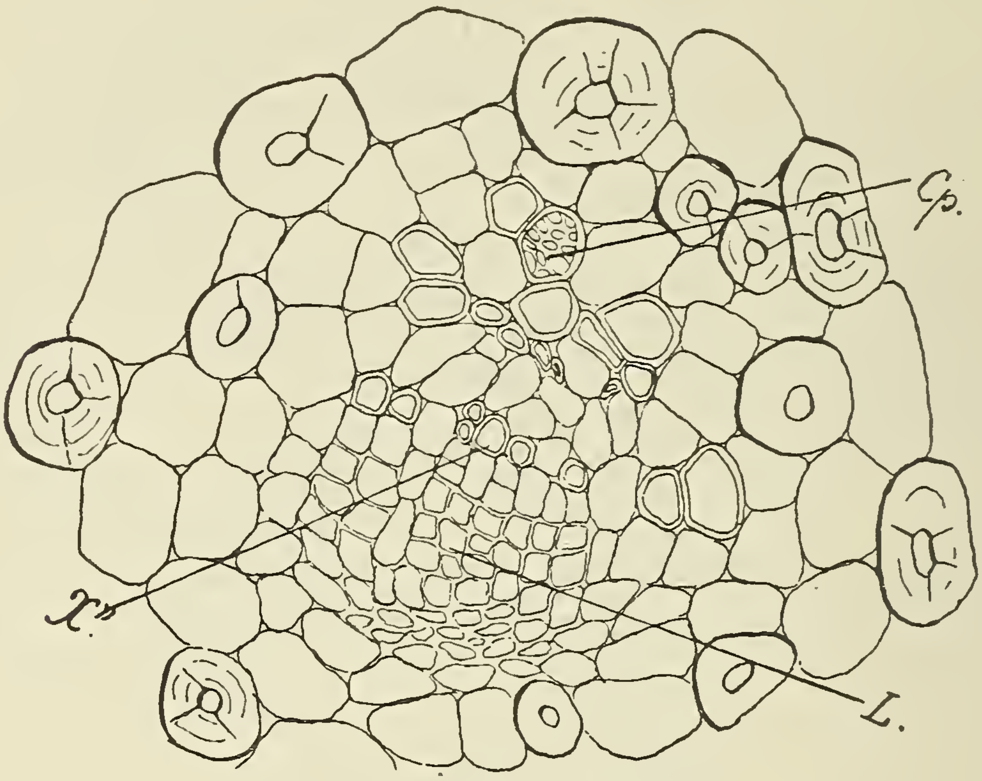


Fig. 11. *Zamia Miqueli*.
Coupe transversale d'une écaille femelle. Cette figure et la suivante, pour comparer avec divers types en arc de cercle ou mésarches de Cp. chez les Conifères.

Cette espèce, avec son centripète qui augmente à mesure que le centrifuge diminue, présente de nombreux points de rapports avec les Conifères (Fig. 11), les grands éléments de la périphérie et leurs épaississements réticulés sont caractéristiques à ce point de vue; si l'on va vers l'extrémité des nervures, on constate ici aussi (Fig. 12), que le centrifuge a disparu complètement et que le

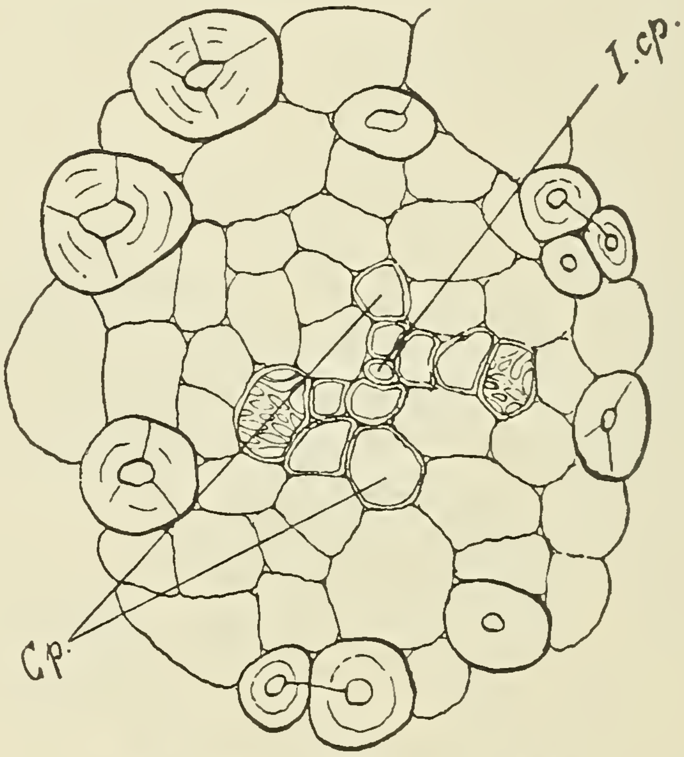


Fig. 12. *Zamia Miqueli*.
Coupe transversale d'une écaille femelle. Au sommet des faisceaux le Cf. a disparu, de même plus tard le liber; le Cp. devient mésarche.

centripète seul a persisté, prenant finalement une structure nettement mésarche. Dans la figure 11, on remarque la disposition dont nous parlions ci-dessus: les initiales du centripète séparées par du parenchyme des cellules de bois secondaire. Une autre Cycadée, *Katakidozamia,* cultivée sans désignation de nom d'espèce au Jardin botanique de Buitenzorg, m'a fourni un exemple encore plus convaincant des rapports certains que le centripète présente avec les Conifères, et plus particulièrement avec *Agathis*; la figure 13 montre les cellules du centripète avec leurs initiales et leurs épaississements spiralés ou aréolés; la figure 14 indique qu'ici aussi; ce tissu, vers l'extrémité des nervures, tend à perdre sa disposition en arc de cercle et à adopter le type mésarche; mais c'est dans des sections longitudinales surtout que les analogies se font merveilleusement sentir; un peu au-dessous du sommet, les cellules du centripète d'*Agathis* sont encore relativement longues; non pas aussi longues que les éléments du centrifuge, mais enfin, encore trés distinctement fusiformes; les éléments situés dans la région des initiales, avec leurs épaississements spiralés, sont manifestement plus étroits et plus allongés que les autres, dont les membranes sont pourvues de formations aréolées (Fig. 15). Vers le haut des nervures (Fig. 16), les cellules, presque toutes aréolées, certaines aussi avec quelques épaississements spiralés, restent allongées et fusiformes du côté des initiales, mais deviennent

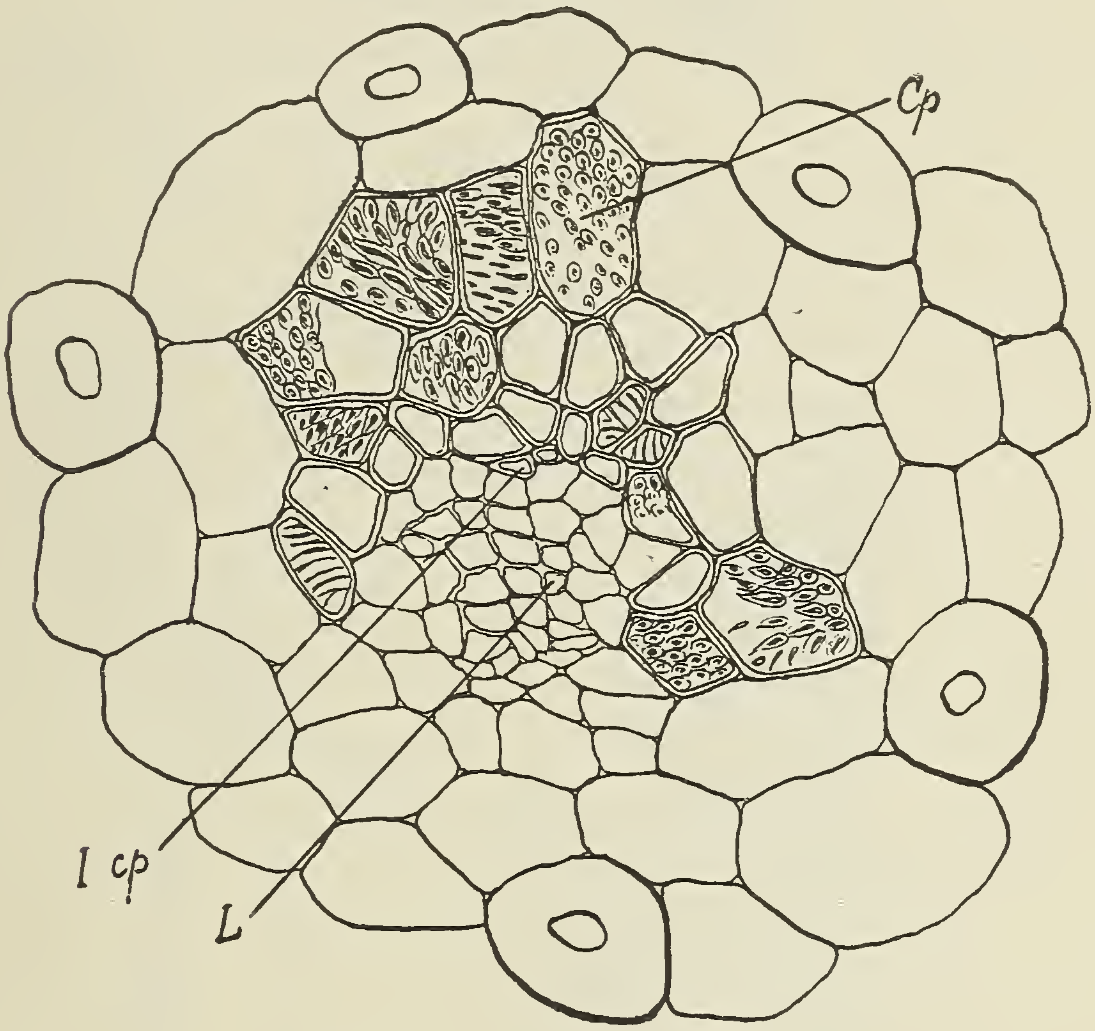


Fig. 13. *Katakidozamia* sp.

Coupe transversale d'un foliole. Cette figure et la suivante montrent de nombreux rapports entre ce Cp. et celui des *Agathis*. Cp. réticulé et aréolé, en arc de cercle.

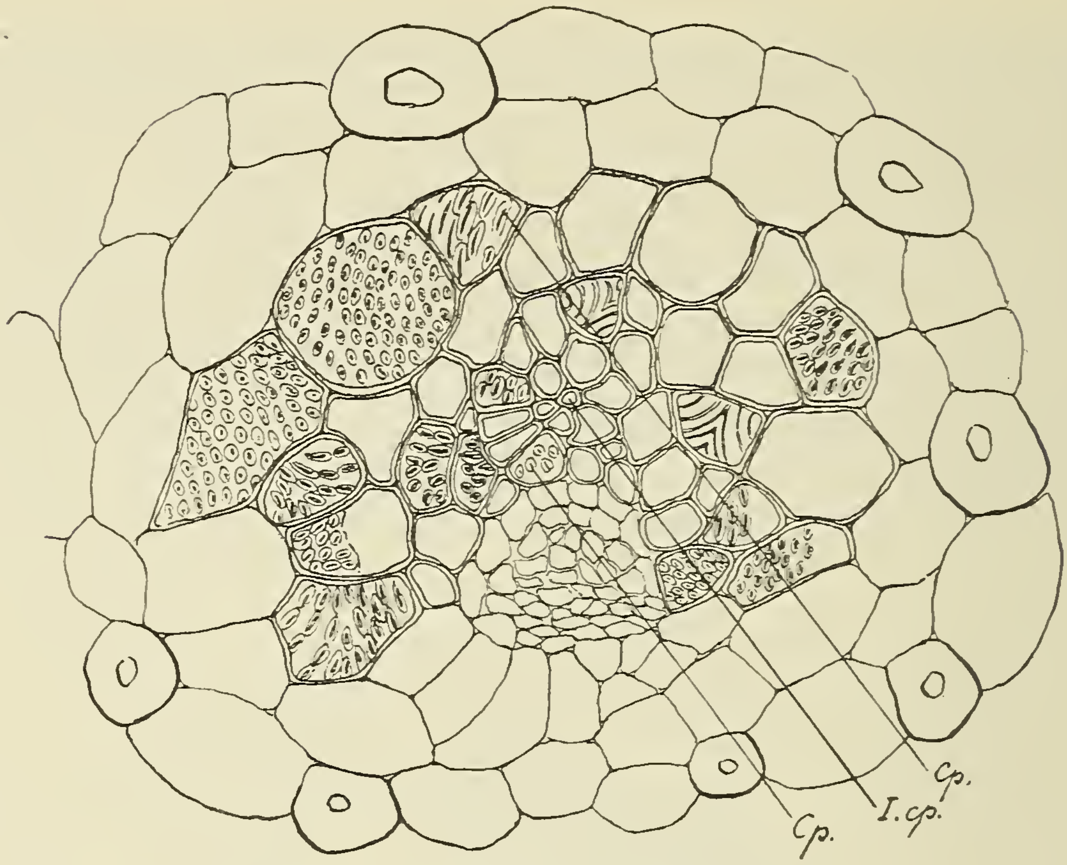


Fig. 14. *Katakidozamia* sp.
Coupe transversale d'un foliole. Cp. un peu mésarche.

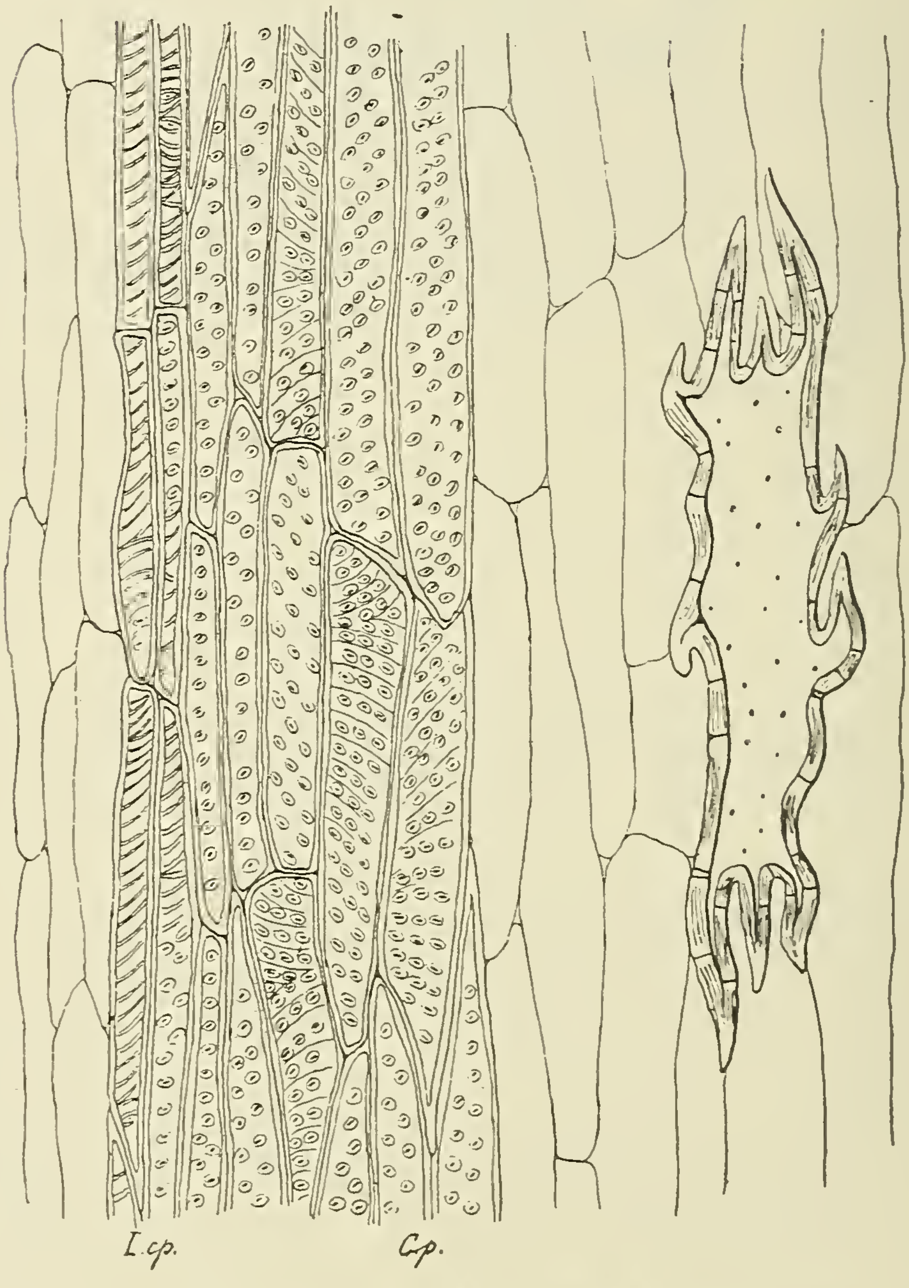


Fig. 15. *Agathis borneensis.*
Coupe longitudinale un peu au-dessous du sommet d'une écaille femelle. Eléments du Cp. près des initiales étroits et longs, fusiformes, spiralés, les autres plus larges, aréolés et réticulés.

presque isodiamétriques vers la périphérie du faisceau. Si nous examinons maintenant (Fig. 17), des coupes de *Katakidozamia* effectuées dans le sens de la longueur des feuilles et considérées près de l'extrémité des nervures, nous apercevrons des cellules à tel point identiques à celles d'*Agathis*, que, comme nous le disions plus haut, il serait à peu près impossible de les distinguer à première vue. Ce sont les mêmes cellules peu allongées, les mêmes ornementations des membranes qui établissement trés nettement, il me semble, qu'il s'agit de tissus homologues.

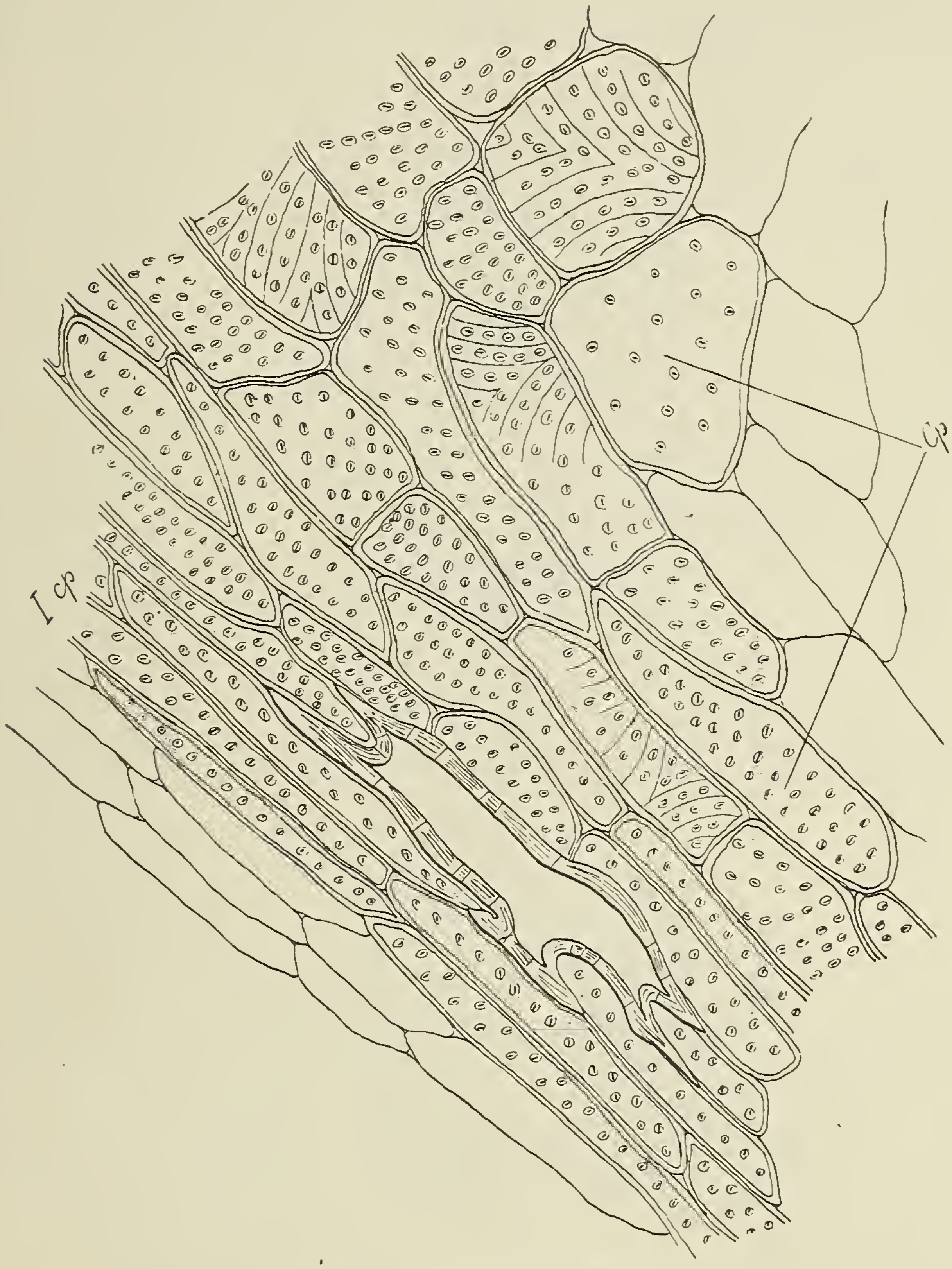


Fig. 16. *Agathis borneensis.*

Coupe longitudinale près du sommet d'une écaille femelle. Eléments du Cp. les uns encore relativement allongés les autres, situés plus loin des initiales, presque isodiamétriques.

Araucaria.

Dans mon précédent travail, j'indiquais ce genre comme un des types anormaux difficiles à rapporter au schéma général du xylème centripète. Et j'exprimais l'opinion qu'en cherchant un peu, en examinant différents organes de ces plantes, on arrivait à trouver des dispositions permettant de les considérer, elles aussi, comme pourvues de centripète typique. J'ai fait cette recherche et j'ai pu constater que cette supposition s'est réalisée.

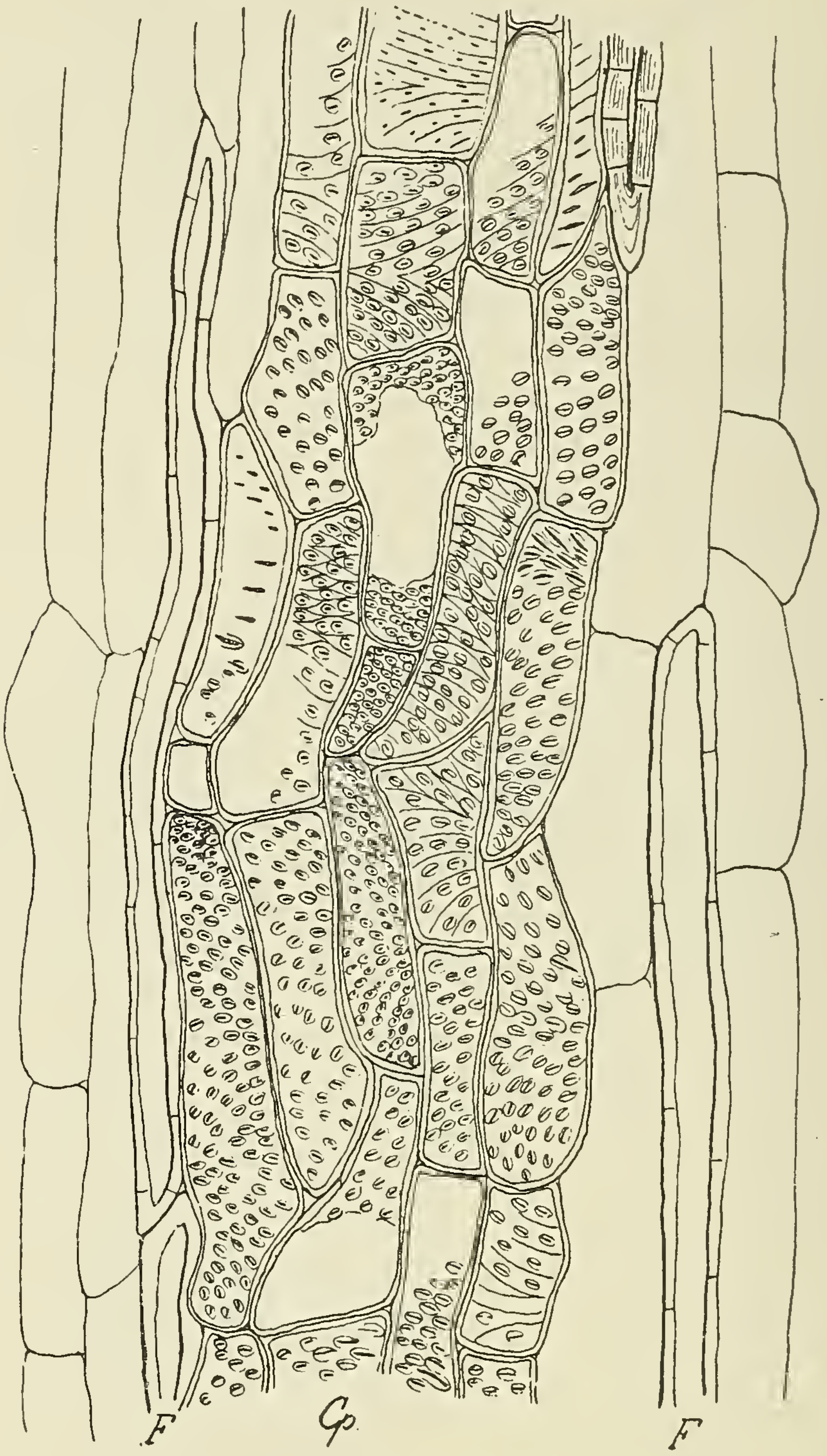


Fig. 17. *Katakidozamia* sp.

Coupe longitudinale près du sommet d'un foliole. Cp. aréolé et réticulé, très comparable à celui d'*Agathis*.

A. imbricata. J'ai fait des coupes dans les écailles fructifères de cette espèce. A la base d'une nervure (Fig. 18) on peut voir un bois secondaire assez developpé, accompagné de centripète abondant, surtout latéralement; cependant la disposition en arc de cercle est déjà très visible. J'indique (Fig. 19), une disposition

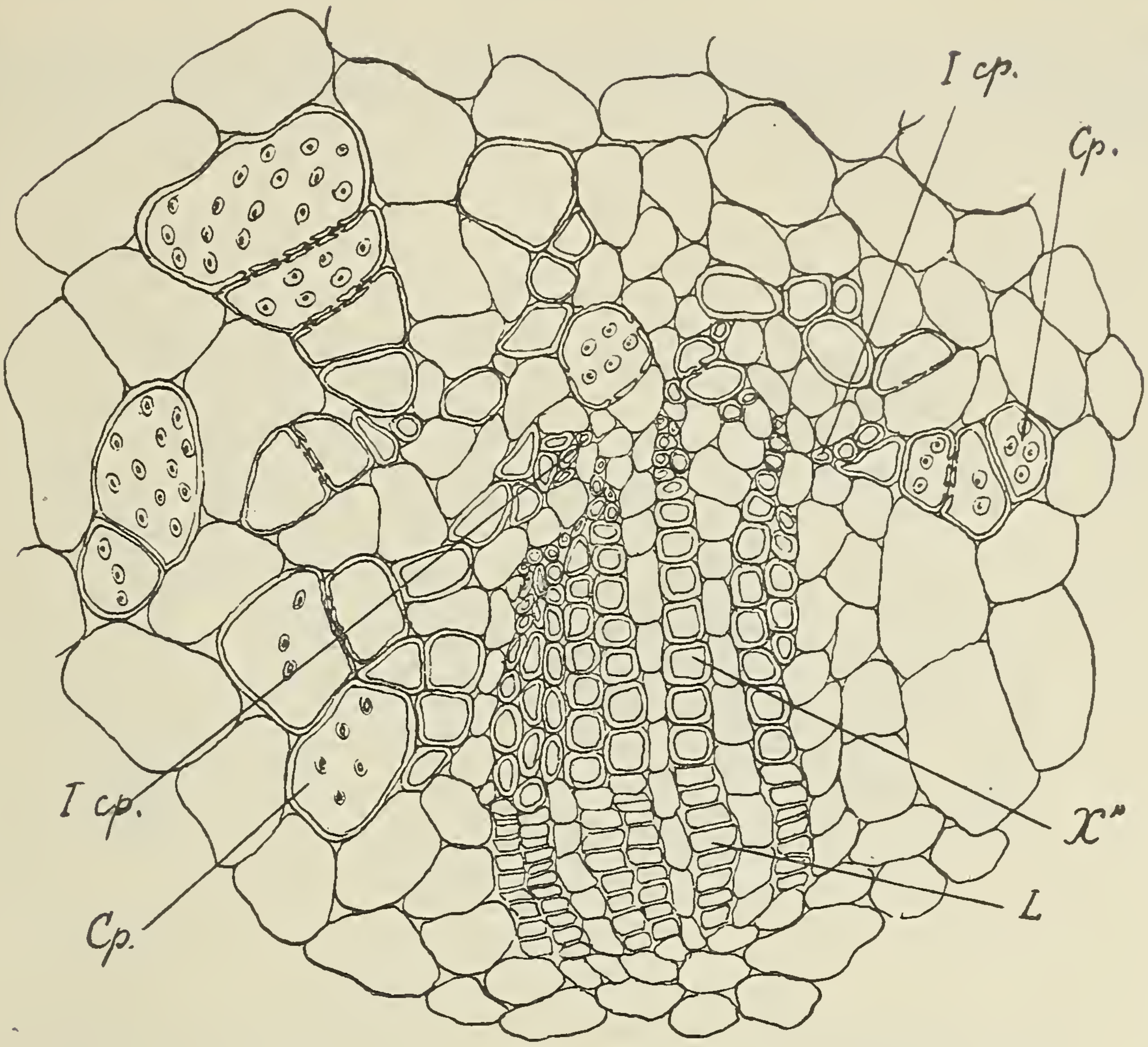


Fig. 18. *Araucaria imbricata.*
Coupe transversale à la base d'une écaille. Cf. très développé. Cp. aréolé arc de cercle. I. Cp. bien visibles. Comparer pour la disposition générale avec la figure 19.

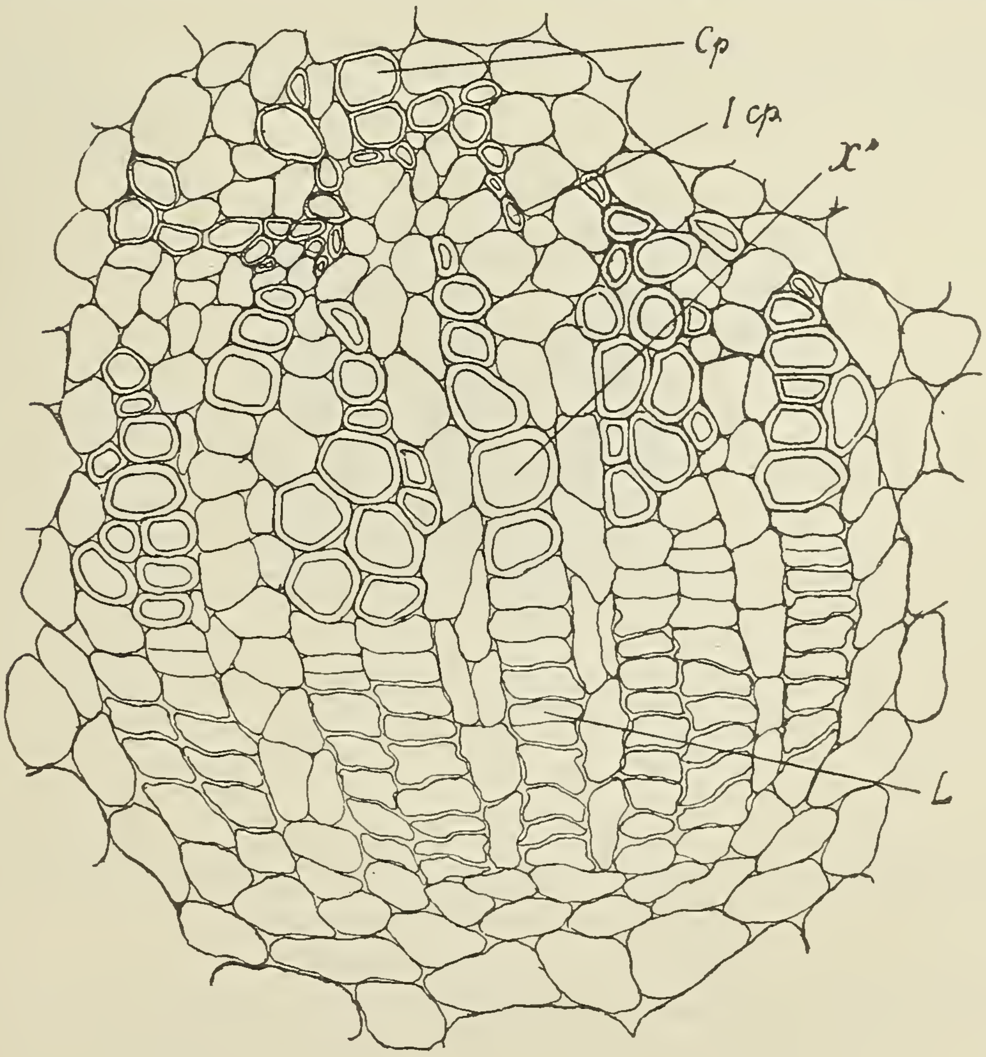


Fig. 19. *Cycas circinnalis.*
Coupe à travers un pedoncule femelle. Disposition du Cp. analogue à celle de plusieurs Cp. de Conifères; comparer notamment avec la figure précédente.

très semblable des deux bois, rencontrée dans le pédoncule femelle de *Cycas circinalis*; (le centripète est toutefois moins développé que dans la figure précédente, et ses éléments sont plus petits; mais il se présente sensiblement de même.)

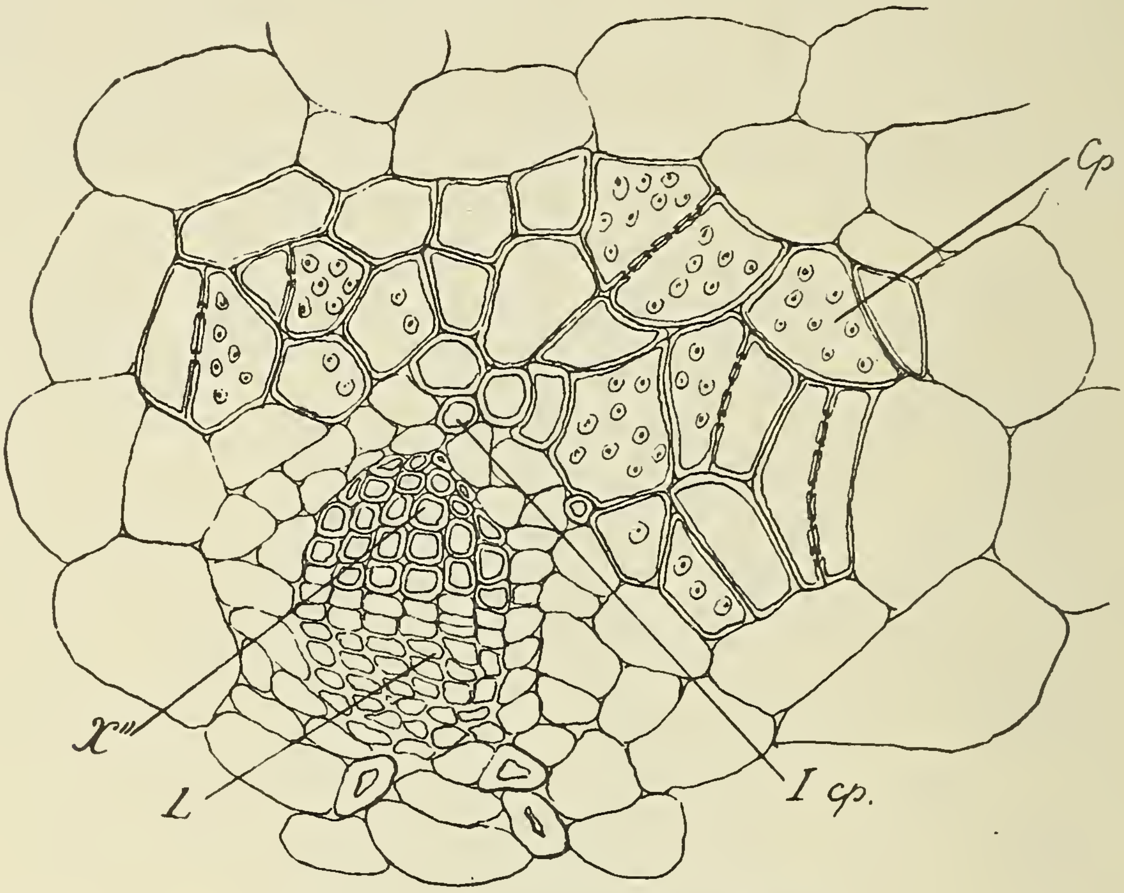


Fig. 20. *Araucaria imbricata.*
Coupe transversale par le milieu d'une bractée située à la base du cône. Cf. développé. Cp. en arc de cercle à éléments aréolés. Initiales.

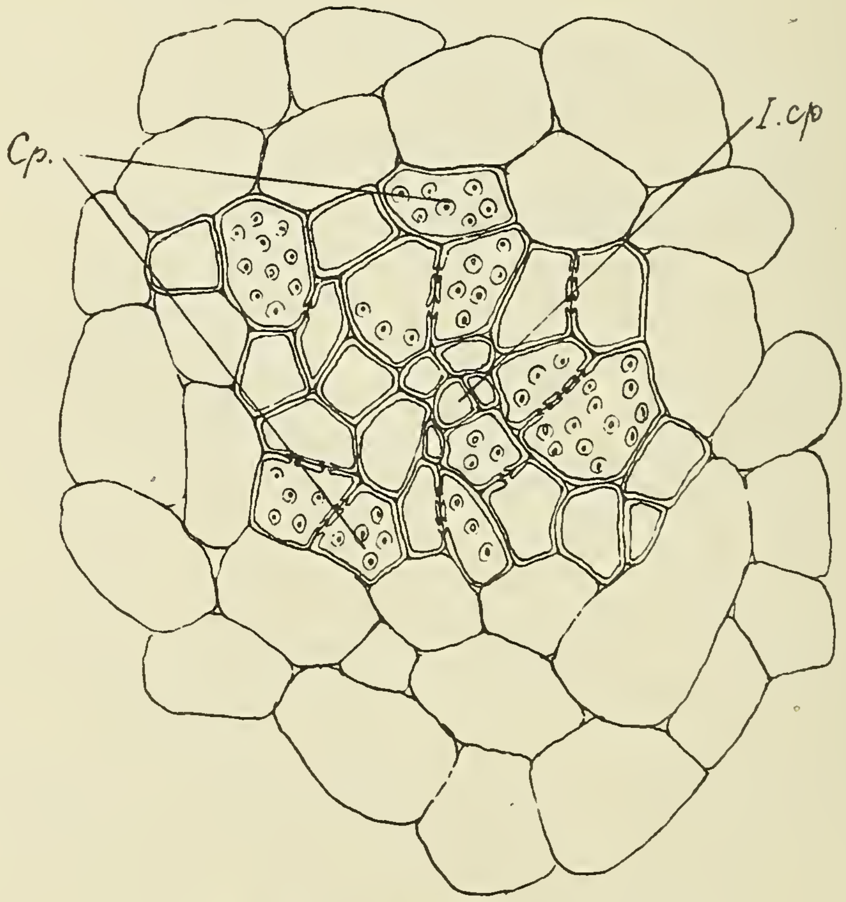


Fig. 21. *Araucaria imbricata.*
Coupe transversale par le sommet d'une écaille femelle. Cf. disparu. Le Cp. seul a subsisté et est devenu nettement mésarche.

J'ai fait également des coupes dans les bractées situées à la base du cône d'*Araucaria,* et, comme dans les écailles ellesmêmes, j'ai pu reconnaître un centripète typique, à initiales très nettes, séparées par du parenchyme des initiales du centrifuge; à la périphérie du faisceau, les grandes cellules ont des membranes très élégamment aréolées (Fig. 20). A l'extrémité des nervures, le centripète seul a persisté et il s'y montre distinctement mésarche (Fig. 21).

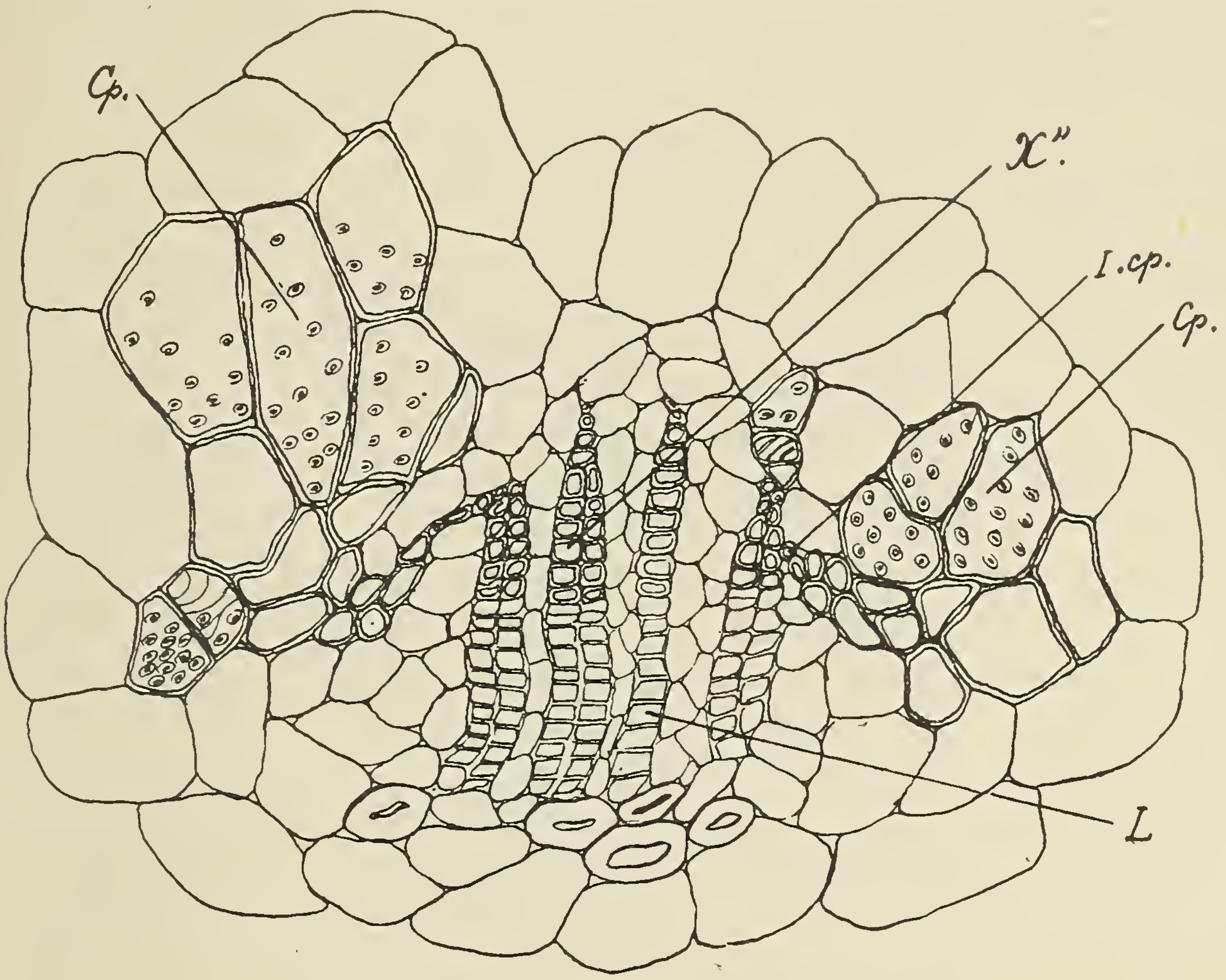


Fig. 22. *Araucaria Bidwillii.*
Coupe transversale par le sommet d'une écaille Cp. en arc de cercle, aréolé et réticulé.

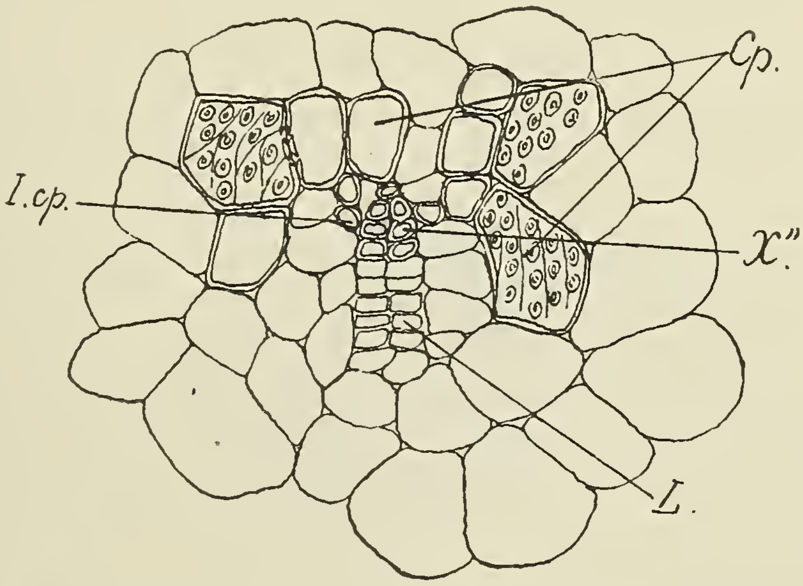


Fig. 23. *Araucaria Bidwillii.*
Coupe transversale par le sommet d'une écaille. Cf. Cp. en deux ailes avec initiales nettes et aréoles.

A. Bidwillii.

J'ai récolté à Tjibodas, sur le Gedeh, des cônes de cette espèce, et j'ai opéré des coupes dans les écailles aussi bien que dans la pointe qui surmonte celles-ci; ici encore, j'ai trouvé un bois centripète très distinct; il apparaît tout d'abord, vers la base des nervures, disposé en deux ailes ayant leurs initiales contre le bois centrifuge très développé, et présentant vers la périphérie, de larges cellules aréolées (Fig. 22); si l'on s'approche du sommet de l'écaille, ce xylème tend à prendre une disposition en arc de cercle (Fig. 23), qui va s'accentuant à mesure que le centrifuge subit une régression très apparente (Fig. 24); et finalement si l'on

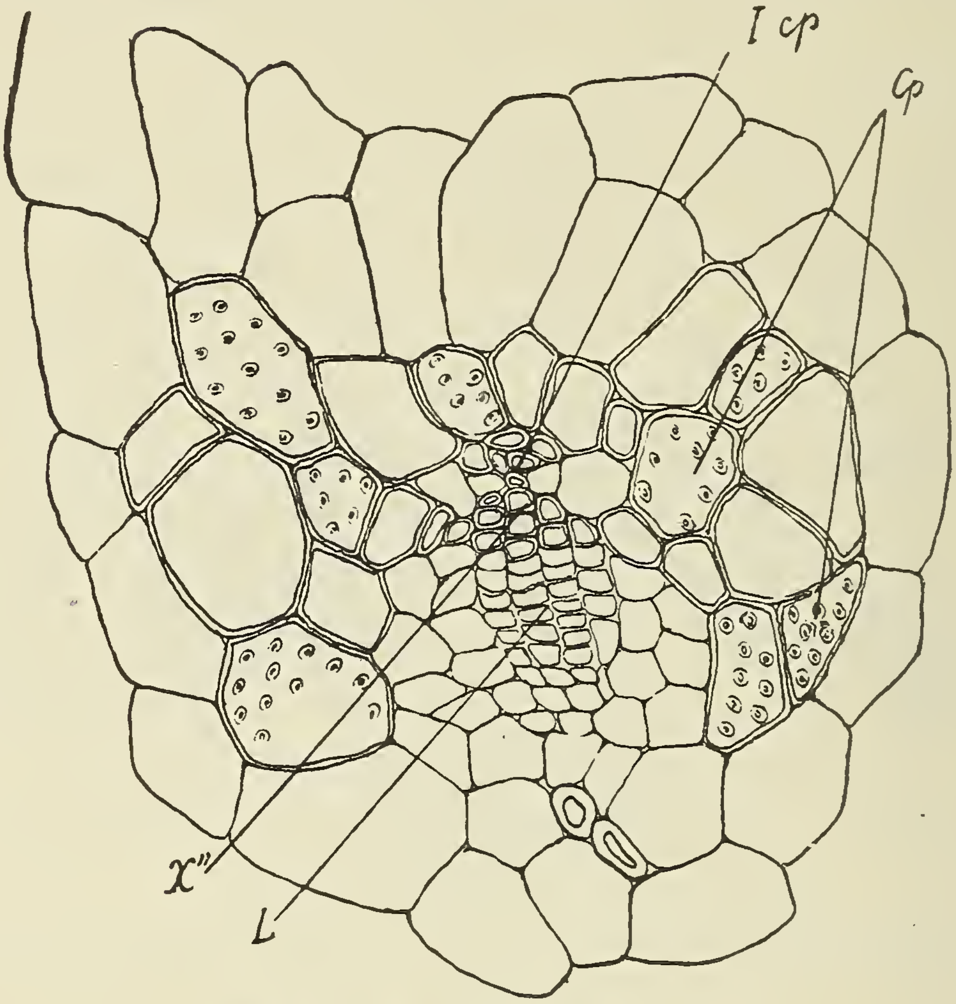


Fig. 24. *Araucaria Bidwillii.*
Coupe transversale par le sommet d'une écaille. Cf. réduit. Cp. aréolé en arc de cercle.

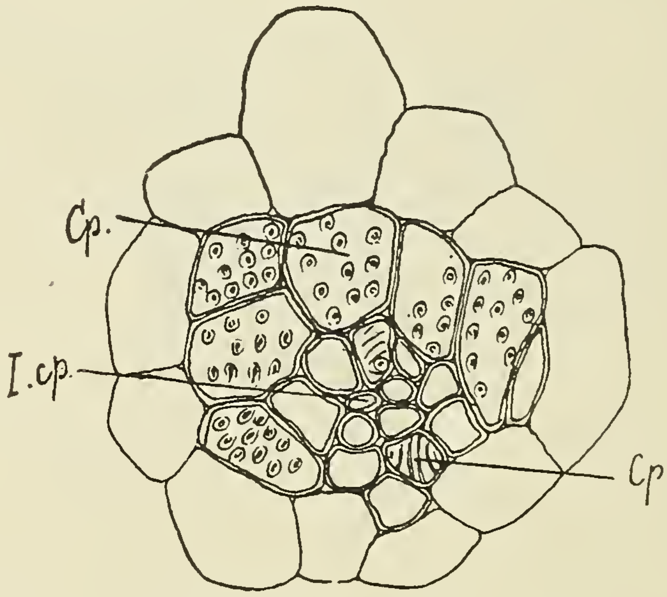


Fig. 25. *Araucaria Bidwillii.*
Coupe transversale par la pointe qui surmonte l'écaille; vers l'extrémité des nervures Cf. disparu, Cp. mésarche.

poursuit des investigations jusque dans la pointe terminale de l'écaille, on voit les éléments aréolés et spiralés du centripète offrir une structure très evidemment mésarche (Fig. 25), tandis que le centrifuge aura complètement disparu.

Thuya occidentalis.

Dans cette espèce, très anormale aussi par ses feuilles, j'ai pu, en effectuant des coupes dans les écailles, reconnaître les caractères qui la font rentrer dans la catégorie des plantes pourvues de bois centripète typique: à la face interne des écailles, *Thuya* montre des faisceaux qui, au moment où ils se détachent de l'axe principal, sont normalement constitués de bois centrifuge et de phloème. Mais ces faisceaux se partagent bientôt, et à mesure qu'ils s'élèvent dans l'écaille, ils acquièrent du bois centripète: d'abord un petit nombre d'éléments disposés en deux ailes à initiales bien nettes, puis ces cellules à épaississements spiralés deviennent plus abondantes et se placent de la façon ordinaire en arc de cercle (Fig. 26). En outre, ici et là, épars dans le parenchyme de l'écaille, nous voyons encore des faisceaux constitués presque uniquement de bois centripète; les cellules de ces faisceaux sont munies de formations spiralées ou plus rarement réticulées, et leurs plus petits éléments sont situés au centre: la structure est nettement mésarche (Fig. 27).

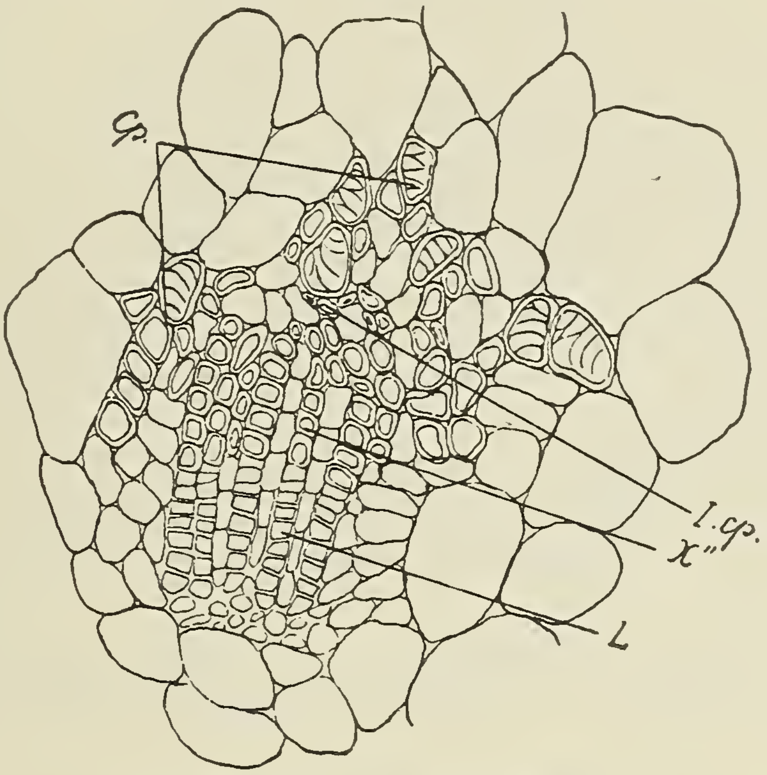


Fig. 26. *Thuya occidentalis.*
Coupe transversale montrant le sommet d'un des faisceaux situés à la face interne de l'écaille. Cf. Cp. en arc de cercle réticulé.

Larix decidua.

Dans le Mélèze, j'ai étudié les bractées où le centripète est, il est vrai, très anormal chez les cônes âgés, mais où il peut cependant être ramené au type général, si on l'examine au début de son apparition. Chez ces bractées, le centripète est toujours en deux ailes et s'étend latéralement au xylème centrifuge, contre lequel viennent s'appuyer les petites initiales (Fig. 28); les plus grands éléments possèdent des épaississements aréolés et même quelques ponctuations aréolées. Dans ces organes jeunes, et l'on peut faire la même constatation dans les figures que je donne plus

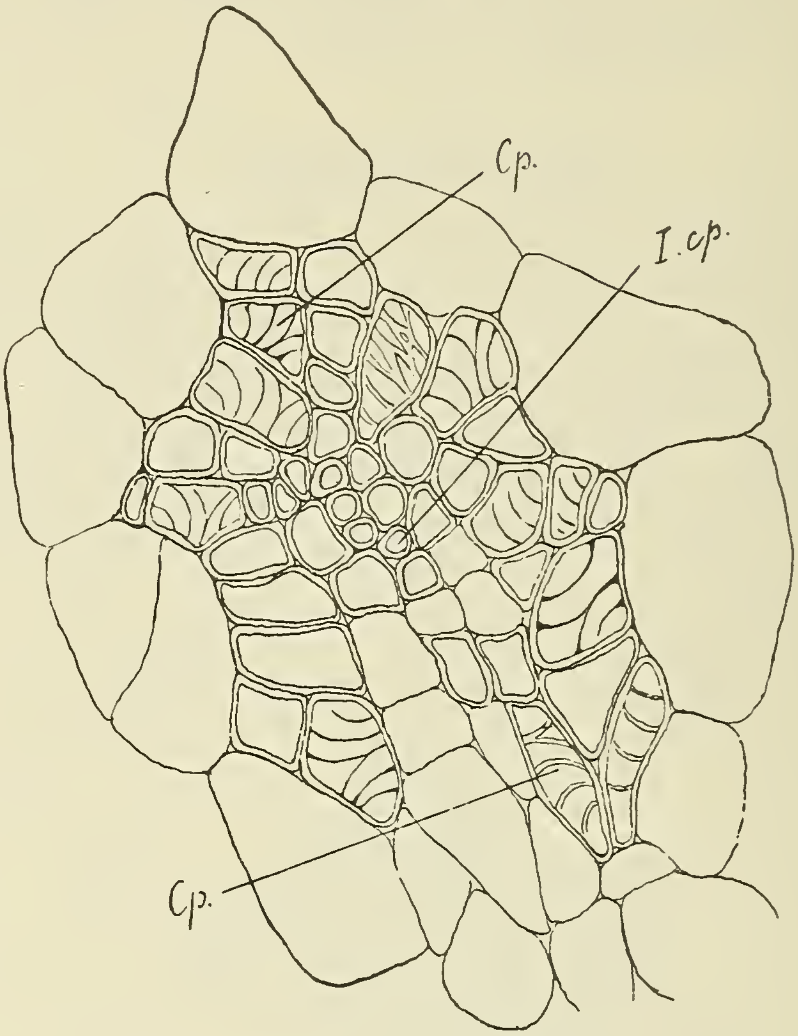


Fig. 27. *Thuya occidentalis.*
Coupe transversale de l'écaille montrant un des faisceaux de Cp. mésarche épars dans le parenchyme.

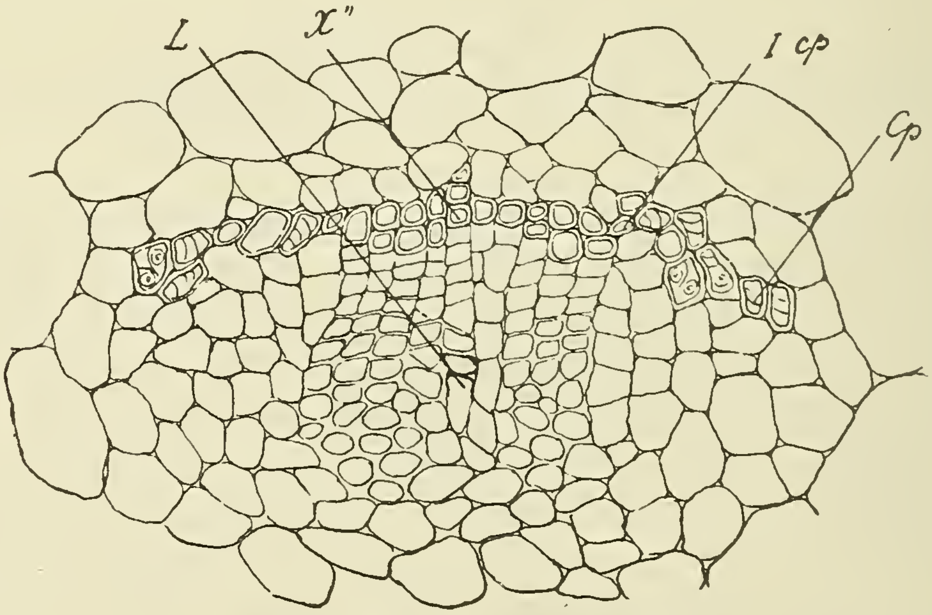


Fig. 28. *Larix decidua.*
Coupe transversale d'une bractée. Cf. Cp. en deux ailes latérales, réticulé et aréolé.

loin des jeunes bractées et écailles de *Picea orientalis,* on peut vérifier ce que je disais ci-dessus: que le centripète ne saurait être un organe tardif, puisqu'il apparaît, lors de la différenciation des cellules conductrices, au moins aussi vite que les premières cellules du xylème centrifuge. Dans des écailles plus âgées, on voit le centripète se développer latéralement, se replier de plus en plus du côté du liber, et ses deux extrémités se rapprocher presque jusqu'à se toucher, disposition que nous avons pu constater bien des fois à propos des feuilles; chez ces bractées âgées, les cellules du centripète sont davantage différenciées, et possédent de nombreuses aréoles (Fig. 29).

Je dois remarquer ici que généralement, ches les organes floraux des Conifères, nous trouvons le bois centripète beaucoup plus souvent disposé en arc de cercle que dans les feuilles, où il est ordinairement situé en deux ailes latérales; et cela est un argument de plus en faveur de mes explications. Je disais dans mon précédent travail: „. . . . par suite de l'aplatissement des feuilles et de l'accroissement du bois centrifuge, le centripète a été refoulé sur les côtés et finalement séparé en deux ailes.“ Chez les organes floraux au contraire, les écailles étant moins aplaties, le centripète conservera plus fréquemment sa structure primitive, il sera disposé en arc de cercle et adoptera plus souvent la disposition mésarche. Chez les bractées de Mélèze, par contre, qui ont gardé leur nature de feuilles très aplaties, rien d'étonnant alors à ce que le centripète ait pris le caractère qu'il offre généralement dans les organes aplatis et que, comme chez les feuilles, on le retrouve disposé en deux ailes latérales.

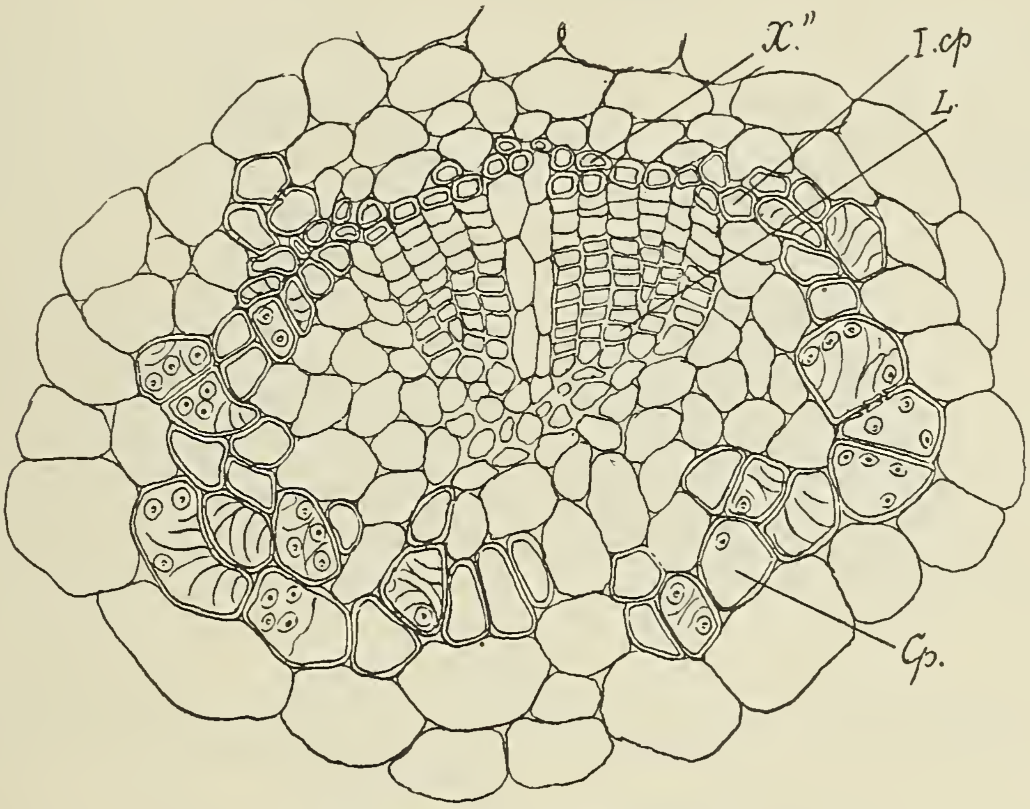


Fig. 29. *Larix decidua.*

Coupe transversale d'une écaille, près du sommet. Cf. réduit. Cp. très développé recourbé en deux ailes aréolées et réticulées entourant le faisceau d'une gaîne presque complète.

Cedrus Libani.

Dans les écailles de *Cedrus,* le centripète est très peu développé: à la base et jusqu'au milieu de l'écaille, il est impossible d'en apercevoir des traces; cependant, il apparaît au sommet des nervures, mais reste toujours rudimentaire; on trouve ses cellules peu nombreuses, spiralées ou réticulées, disposées plus ou moins en arc de cercle près des éléments les plus petits du centrifuge ou sur les flancs de celui-ci (Fig. 30).

J'arrive maintenant à l'étude des Sapins et des Pins, types que j'avais considérés dans mon précédent travail comme les plus anormaux quant aux feuilles, et que j'avais pour cette raison laissés provisoirement de côté, quitte à rechercher dans d'autres organes s'il n'y aurait pas lieu de les ramener eux aussi au schéma général. J'ai étudié leurs écailles et leurs bractées et j'ai pu me convaincre qu'ici aussi il existe non plus un centripète très modifié comme dans les feuilles, mais un centripète tout à fait comparable à celui des Cycadées et des Conifères que nous venons d'examiner.

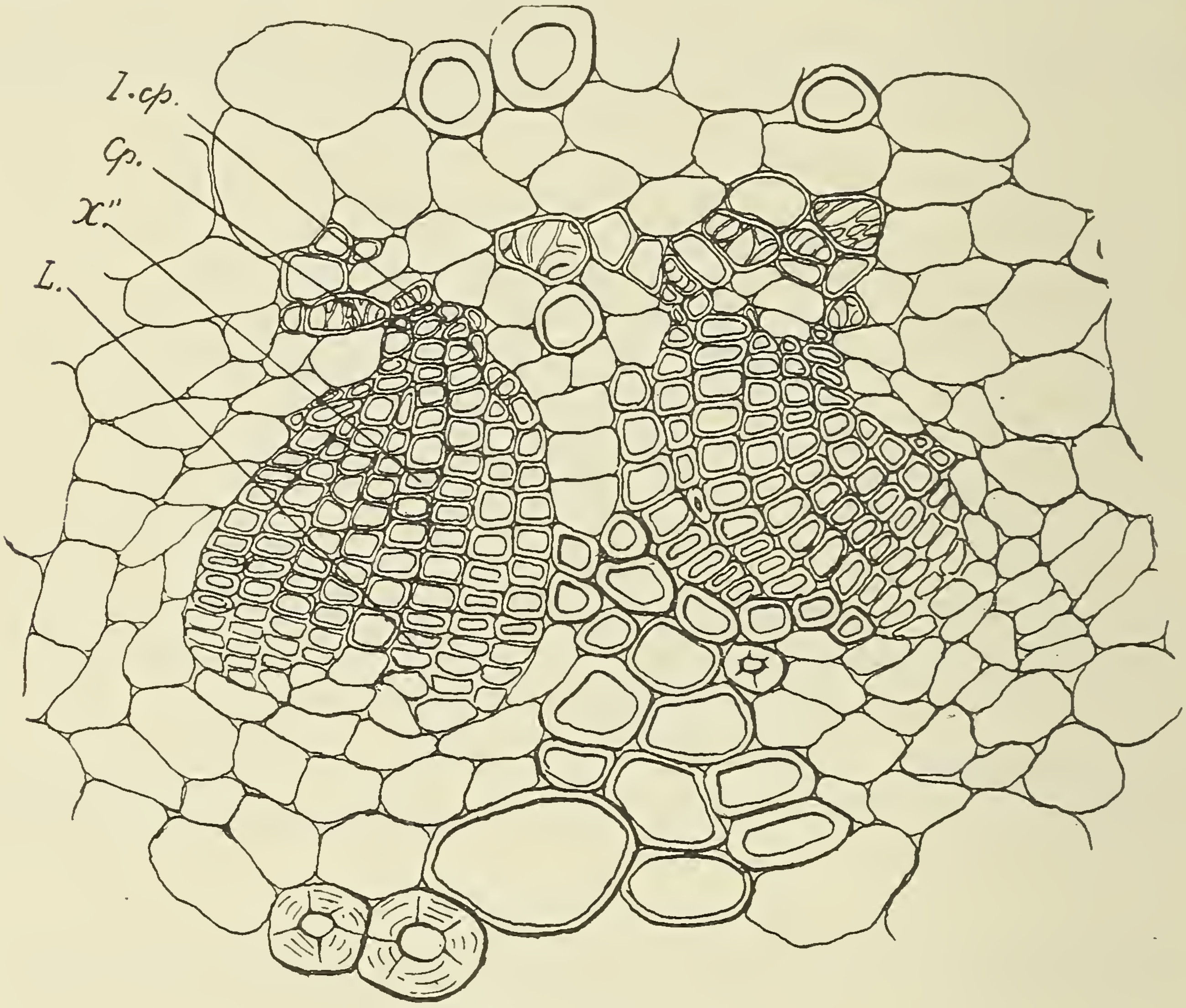


Fig. 30. *Cedrus Libani.*
Coupe transversale vers le sommet d'une écaille. Cf. très développé. Cp. peu abondant réticulé.

Picea. — P. orientalis.

Dans la bractée, le centripète absent à la base du faisceau, apparaît bientôt en deux ailes; il se développe en arc de cercle, tandis que le centrifuge diminue (Fig. 31), et au sommet des nervures, il persistera seul, avec ses initiales bien nettes et ses éléments réticulés ou pourvus de rares aréoles (Fig. 32). Dans les écailles, dont je n'ai examiné que des exemplaires jeunes, j'ai pu constater comme je le disais tout à l'heure, que le centripète apparaît très tôt; à la base, il se dispose en deux ailes (Fig. 33); plus haut, vers le sommet des écailles, il apparaît plus ou moins distinctement en arc de cercle et se trouve constitué de cellules réticulées ou spiralées (Fig. 34).

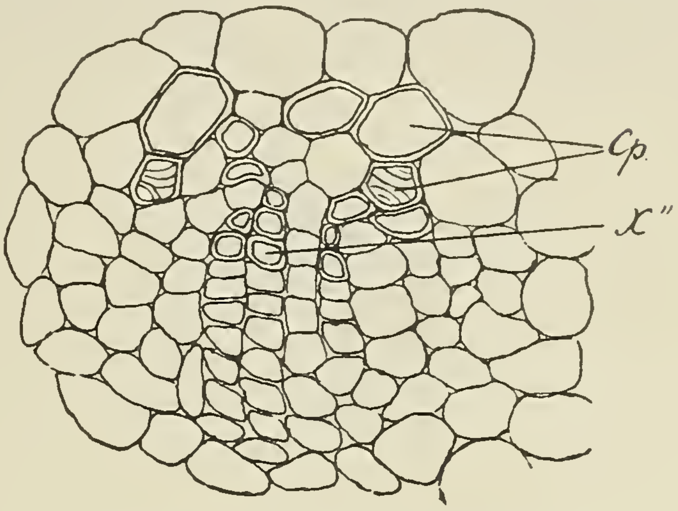


Fig. 31. *Picea orientalis.*
Coupe à travers une bractée. Cf. Cp. en deux ailes latérales, réticulé.

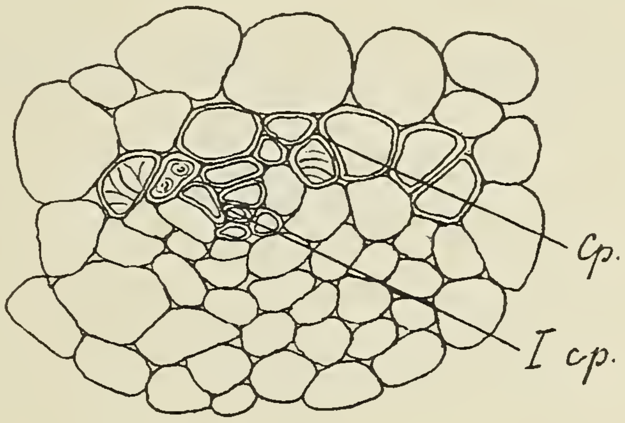


Fig. 32. *Picea orientalis.*
Coupe transversale par le sommet d'une bractée. Cf. disparu. Cp. en arc de cercle, réticulé et aréolé.

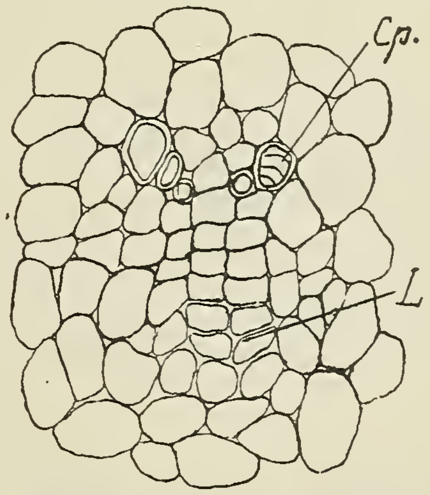


Fig. 33. *Picea orientalis.*
Coupe à travers une écaille. Le Cp. en deux ailes latérales apparaît de très bonne heure.

P. excelsa.

Cette espèce est plus typique encore que la précédente et le centripète s'y présente davantage encore avec les caractères exigés par la théorie. Dans la bractée, à la base des faisceaux, le centrifuge est seul présent; on n'apercoit pas trace du centripète (Fig. 35); mais un peu plus haut, ce dernier tissu apparaît d'abord sous forme de petits éléments peu abondants sur les côtés du bois centrifuge (Fig. 36), et plus haut encore, vers le sommet du faisceau, il a seul persisté, et on le reconnaîtra facilement à

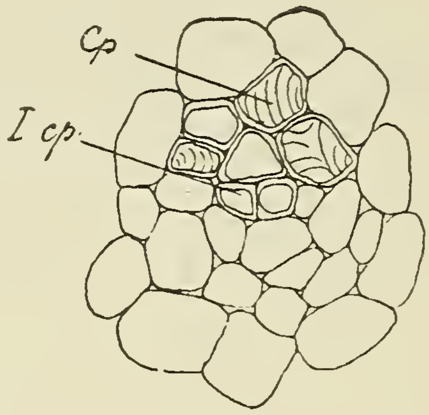


Fig. 34. *Picea orientalis.*
Coupe transversale par le sommet d'une écaille. Pas de Cf. Cp. en arc de cercle réticulé.

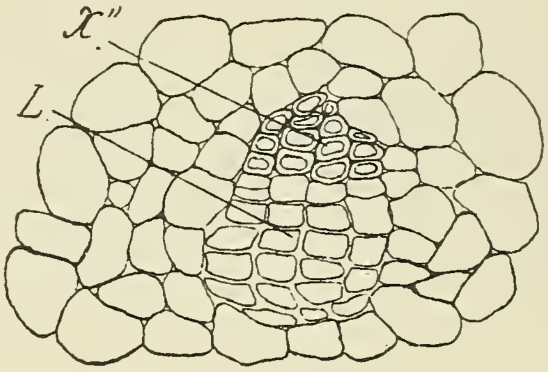


Fig. 35. *Picea excelsa.*
Coupe transversale par la base d'une bractée. Cf. Pas de Cp.

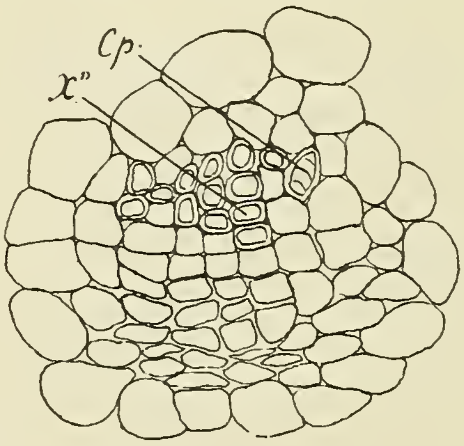


Fig. 36. *Picea excelsa.*
Coupe transversale par le milieu d'une bractée. Cf. Première apparition de Cp. en deux ailes latérales.

sa disposition en arc de cercle plus ou moins régulière, à ses initiales, et à ses cellules réticulées (Fig. 37). Dans l'écaille, le centripète apparaît très tôt en deux ailes latérales (Fig. 38), qui prennent bientôt un développement relativement considérable et possèdent des ponctuations aréolées (Fig. 39); puis le centrifuge disparaîtra et le centripète pourra, vers le sommet, se présenter avec la structure mésarche qui nous est maintenant bien connue (Fig. 40).

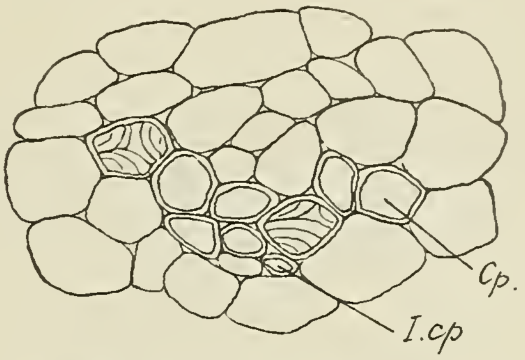


Fig. 37. *Picea excelsa.*
Coupe transversale par le sommet d'une bractée. Cf. disparu. Cp. en arc de cercle.

Il serait superflu de s'étendre en de longues descriptions sur ces détails que mes figures feront d'ailleurs suffisamment comprendre; aussi je n'insiste pas davantage, me contentant d'indiquer en ces quelques notes jetées très rapidement, les points les plus importants qu'il s'agit d'établir ici.

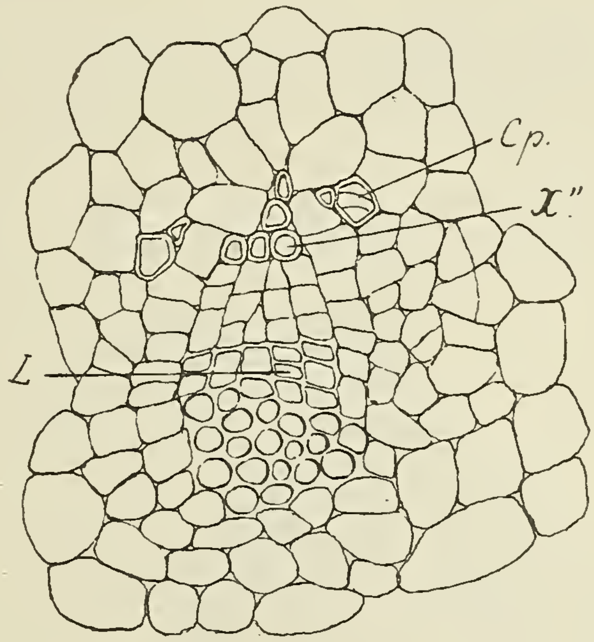


Fig. 38. *Picea excelsa.*
Coupe transversale d'une écaille. Cf. Cp. peu développé en deux ailes latérales.

Abies cephalonica.

J'ai étudié cette espèce qui m'a fourni un exemple bien démonstratif de xylème centripète. La bractée ne possède à sa base que du centrifuge, mais à mesure qu'on s'élève le long de sa nervure, le bois secondaire est accompagné de deux ailes latérales de xylème spiralé et aréolé, qui vont se développant vers le sommet, et qui sont caractérisées par des initiales bien distinctes et qu'on ne saurait confondre avec les éléments du protoxylème bien visibles contre le faisceau, près du bois secondaire (Fig. 41). Les deux ailes finissent par se recourber quelque peu du côté du phloème. Dans l'écaille, le centripète est plus typique encore: de chaque côté des plus petits éléments du centrifuge, apparaissent les petites initiales du centripète, et ce dernier tissu se prolonge latéralement en deux ailes très caractéristiques qui se recourbent du côté du liber (Fig. 42), et qui finissent même par entourer le faisceau comme d'une gaîne presque complète d'éléments conducteurs (Fig. 43). Ceux-ci ont des membranes qui se présentent avec toutes les formes d'épaississements réticulés, spiralés et aréolés, avec passage d'une forme à l'autre.

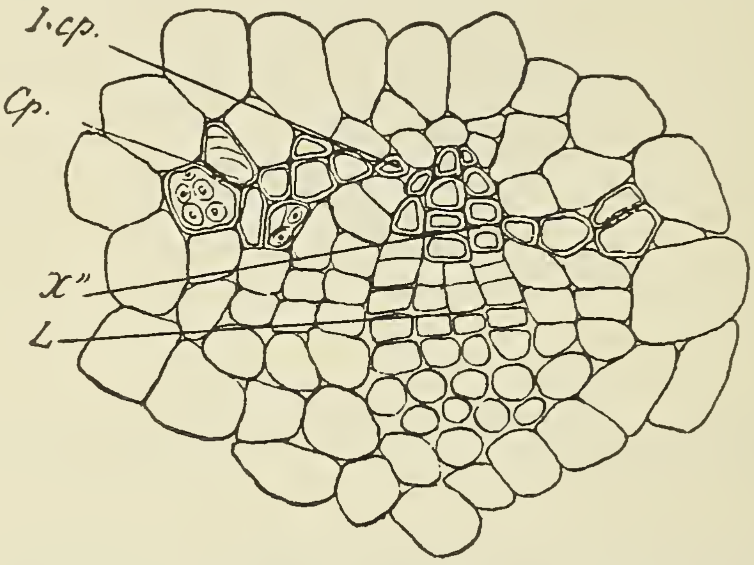


Fig. 39. *Picea excelsa.*
Coupe transversale d'une écaille. Cf. et Cp. bien développés; ce dernier en deux ailes latérales, aréolé et réticulé. Initiales.

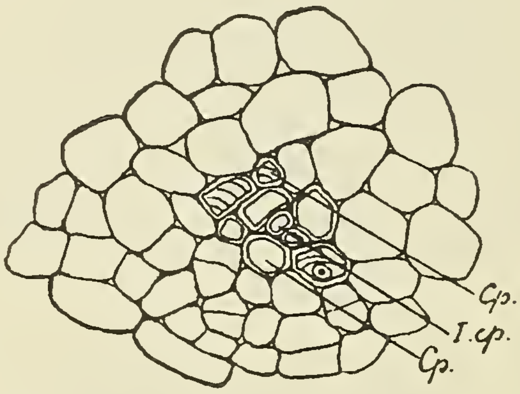


Fig. 40. *Picea excelsa.*
Coupe transversale par le sommet d'une écaille. Cf. disparu. Cp. mésarche.

Pinus. — P. montana.

Cette espèce ne m'a pas donné de résultats bien démonstratifs quant à l'étude du bois centripète. Ce tissu est d'ailleurs très difficile à y reconnaître, car du côté des initiales du centrifuge, le faisceau est garni de nombreuses cellules fibreuses à parois relativement minces et près desquelles il sera presque impossible de distinguer les cellules typiques du centripète. J'ai déjà eu l'occasion de faire, dans mon premier travail, une remarque semblable à propos de *Ginkgo*. Cependant on reconnaîtra assez facilement dans la figure 44, que chez *Pinus montana*, il y a pourtant des éléments de centripète: ils apparaissent de chaque côté du très abondant centrifuge et se présentent comme de petits groupes de cellules aréolées en contact avec les nombreuses fibres que j'ai

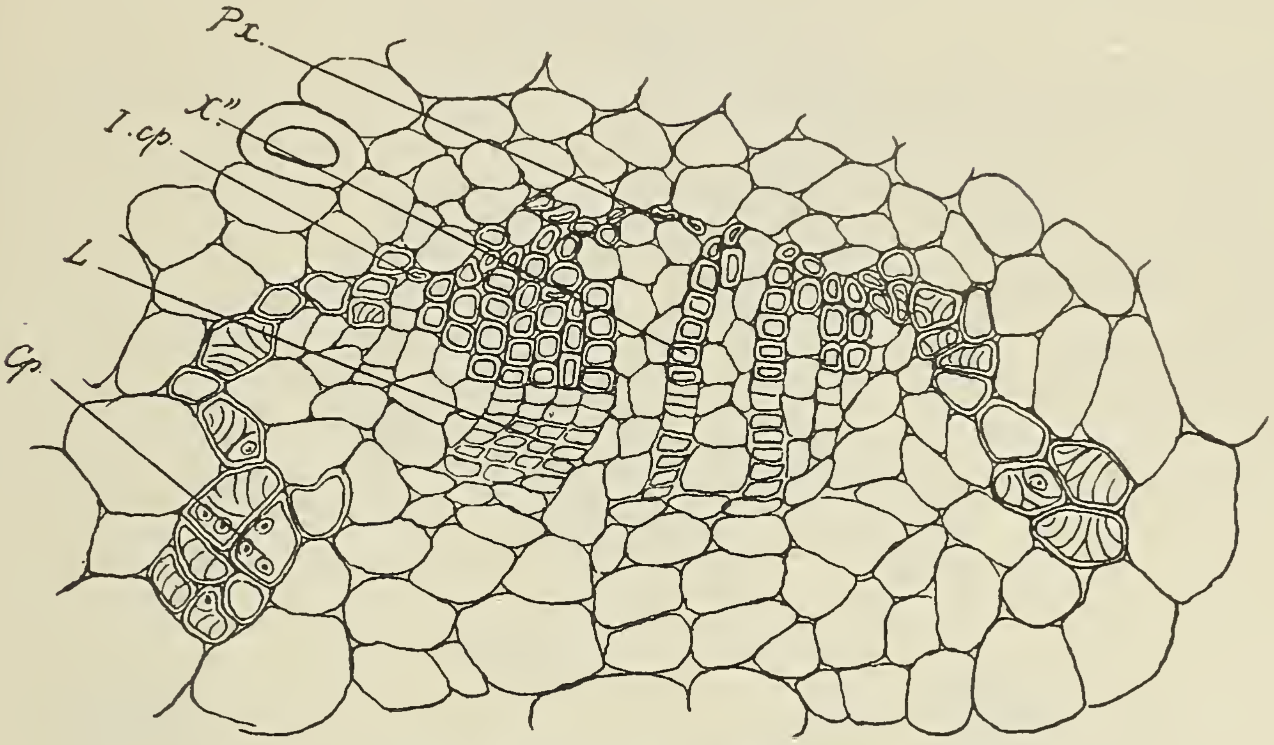


Fig. 41. *Abies cephalonica.*
Coupe transversale par le sommet d'une bractée. Cf. Cp. en deux ailes latérales réticulé et aréolé. Initiales. Protoxylème.

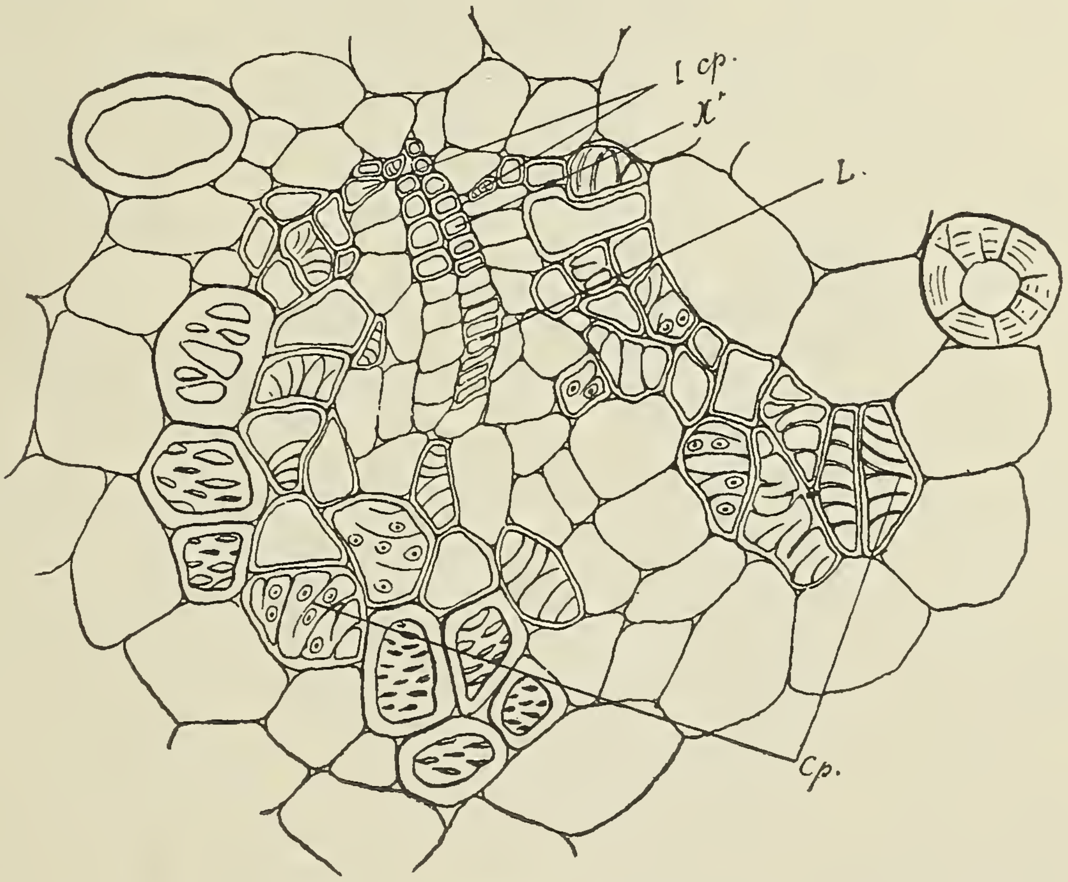


Fig. 42. *Abies cephalonica.*
Coupe à travers une écaille. Cf. Cp. aréolé et réticulé en deux ailes qui se recourbent vers le liber.

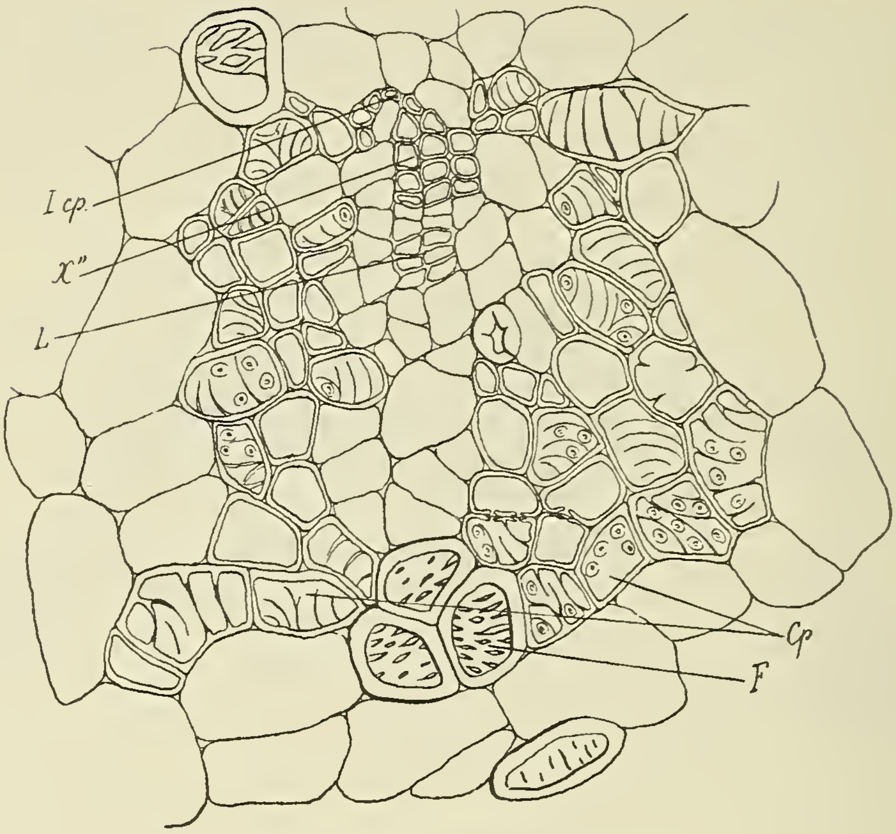


Fig. 43. *Abies cephalonica.*

Coupe à travers une écaille. Cf. réduit. Cp. très développé; les deux ailes se recourbent vers le liber presque jusqu'à se rejoindre. Initiales bien nettes.

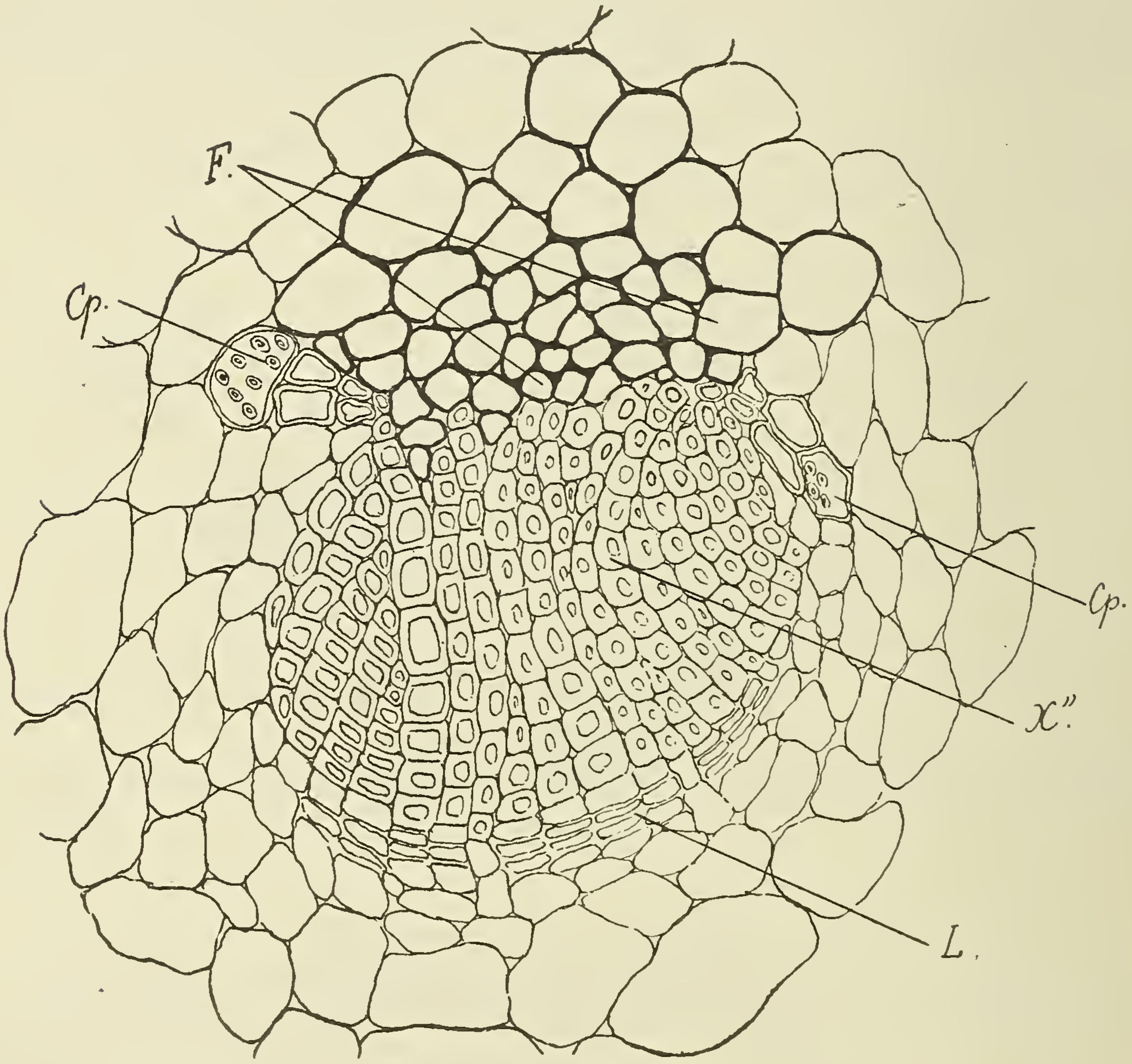


Fig. 44. *Pinus montana.*

Coupe transversale d'une écaille. Cf. très développé. Un peu de Cp. aréolé en deux ailes latérales difficiles à distinguer des nombreuses fibres qui l'environnent.

représentées par des traits plus gros. Les initiales du centripète sont également visibles.

P. cembra.

Cette espèce m'a donné des résultats beaucoup meilleurs pour démontrer l'existence du centripète. Dans l'écaille de ce Pin, on peut voir d'abord, à la base des nervures et latéralement au bois secondaire, deux ailes d'éléments réticulés et aréolés constituant un groupe centripète bien typique avec ses petites initiales; plus haut (Fig. 45), le centripète était toujours en deux ailes, mais la structure en arc de cercle était indiquée déjà par la présence de cellules à membranes réticulées situées entre les deux ailes latérales; puis, en s'élevant encore dans l'écaille, on constate que la disposition en arc de cercle s'accentue (Fig. 46), et que les cellules du centripète deviennent de plus en plus abondantes, tandis que celles du centrifuge sont moins nombreuses, et plus haut encore, vers l'extrémité des nervures, comme nous l'avons déjà constaté à maintes reprises, les initiales sont au centre du groupe des éléments réticulés et aréolés: la disposition est nettement devenue mésarche (Fig. 47).

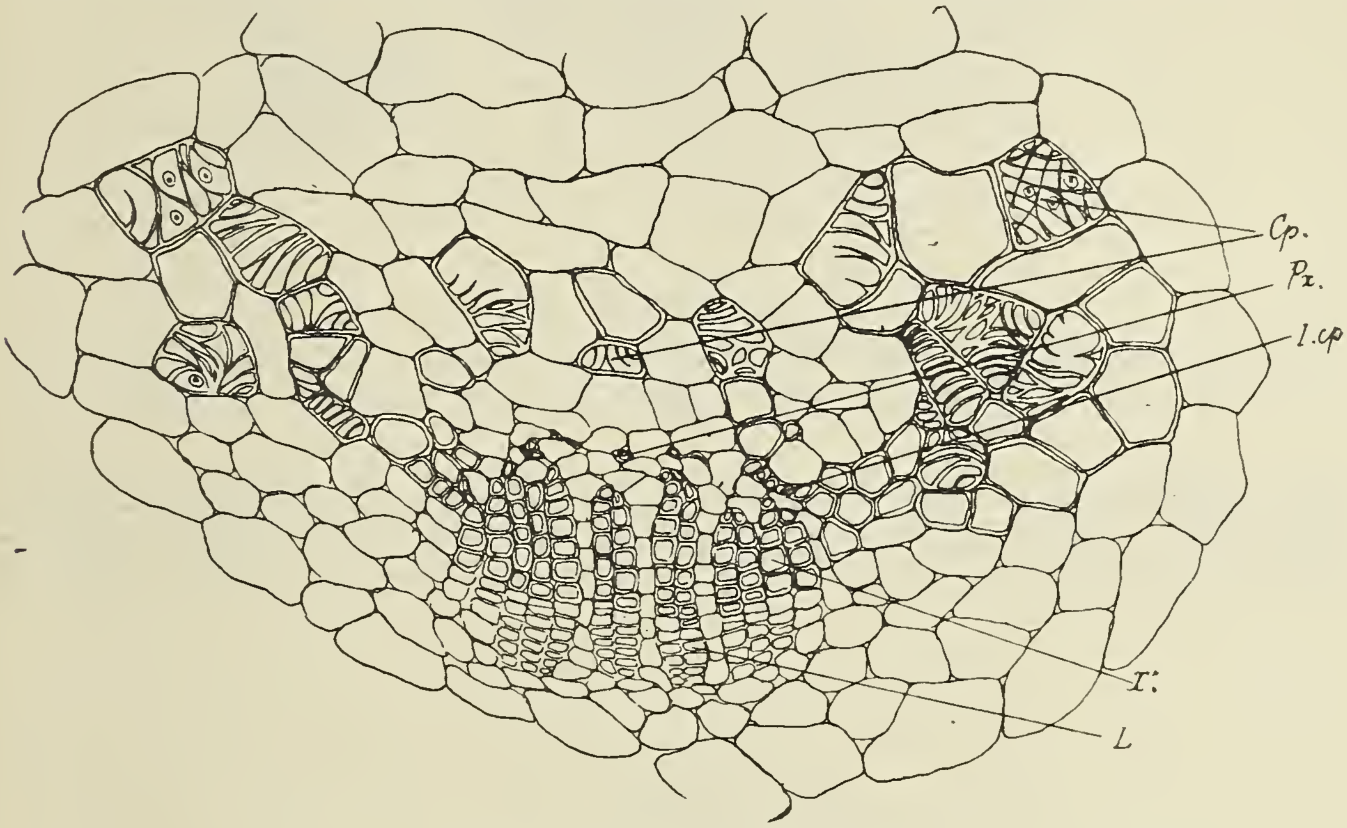


Fig. 45. *Pinus cembra.*

Coupe transversale à travers une écaille. Cf. Px. Cp. réticulé spiralé, et aréolé encore latéral, mais tendant à se disposer en arc de cercle.

J'ajouterai encore que j'ai pu voir, dans des coupes effectuées par M. Sprecher, de Genève, qui étudie en ce moment *Ginkgo biloba,* et qui publiera ultérieurement le résultat de ses recherches, les pédoncules femelles de cette espèce pourvus d'un xylème centripète plus net et plus typique encore que celui constaté déjà dans les feuilles de *Ginkgo.*

A ce propos j'ajouterai encore que j'ai revu certains détails des feuilles de ce même *Ginkgo,* détails qui me permettent de compléter ou de modifier un peu mes précédents aperçus. Je disais au cours de mon précédent travail: „. . . . . mes nombreuses sections à travers le pétiole n'ont jamais pu me montrer trace de bois centripète.“ Il faut croire que le point d'apparition du bois centripète n'a rien de strictement déterminé, car, tandis que les arbres étudiés à Leiden ne m'ont jamais montré ce tissu dans le pétiole, les exemplaires cultivés à Genève au contraire, m'ont fréquemment laissé voir les premiers éléments réticulés apparaissant dès le milieu du pétiole; ces cellules, très caractéristiques, sont d'abord peu nombreuses, situées latéralement au bois secon-

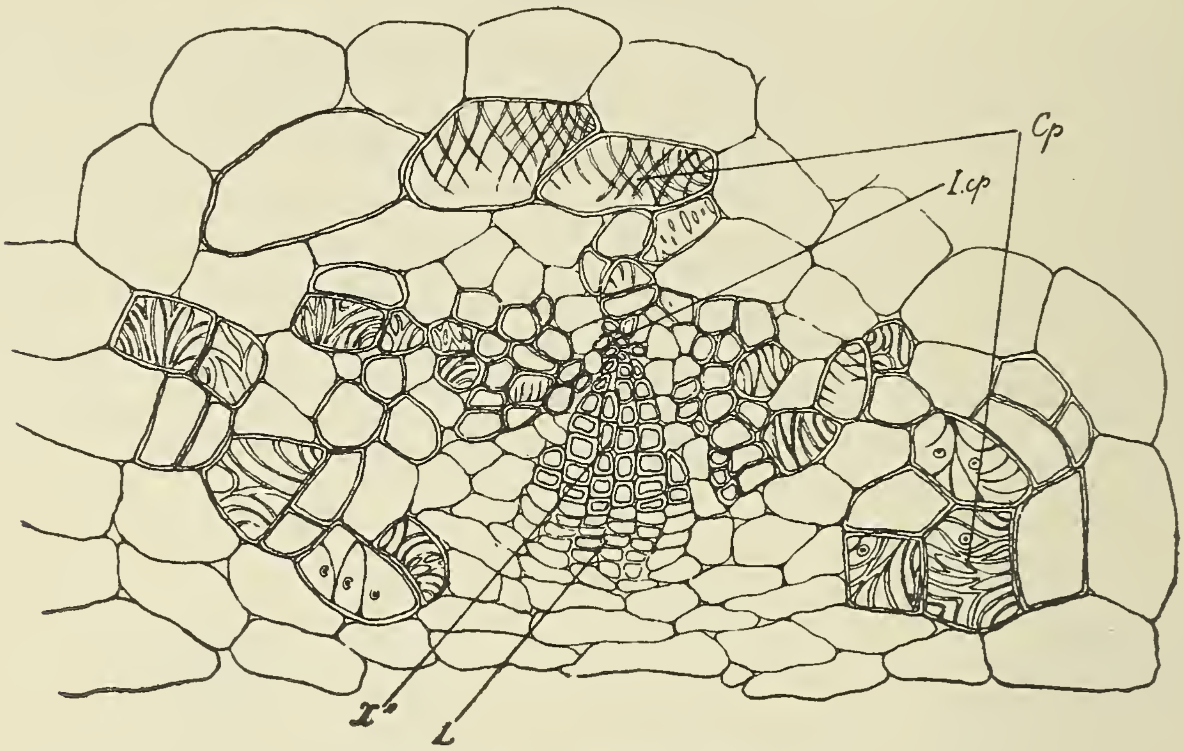


Fig. 46. *Pinus cembra.*
Coupe transversale par le milieu d'une écaille. Cf. réduit. Cp. très dévéloppé en arc de cercle, réticulé, spiralé, aréolé. Initiales.

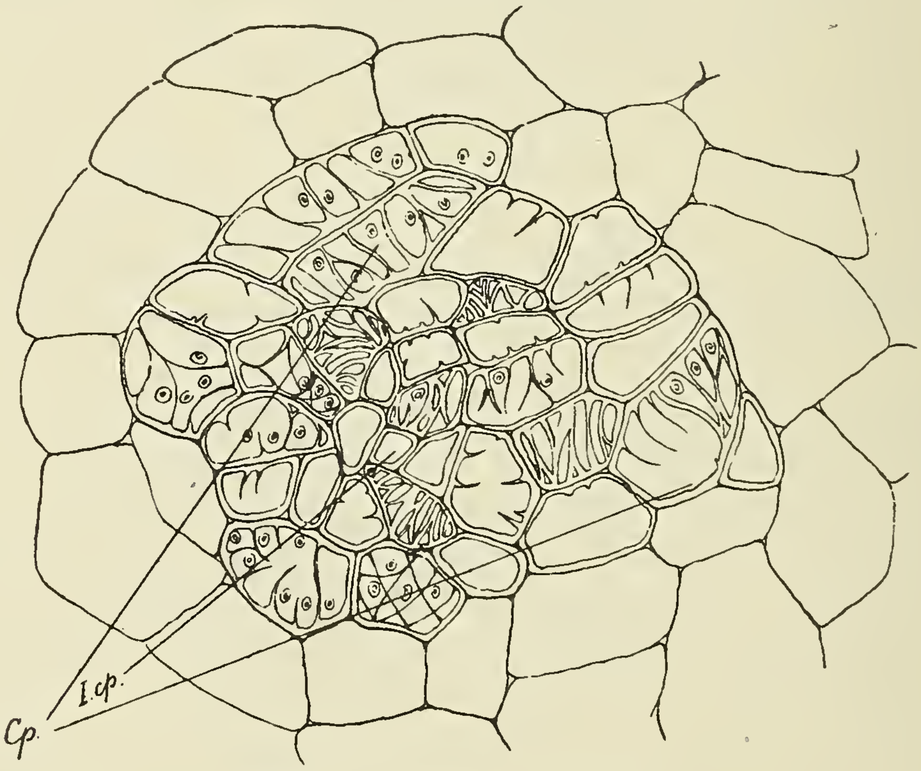


Fig. 47. *Pinus Cembra.*
Coupe transversale par le sommet d'une écaille. Le Cp. seul a subsisté avec une structure mésarche.

daire abondant (Fig. 48), puis elles vont se développant petit à petit vers le sommet des nervures (Fig. 49), jusqu'à ce que, le centrifuge ayant disparu, le centripète finisse par prendre une structure mésarche plus ou moins accentuée (Fig. 50); je n'avais jamais pu constater ce dernier cas à propos de *Ginkgo*, lors de mes précédentes recherches.

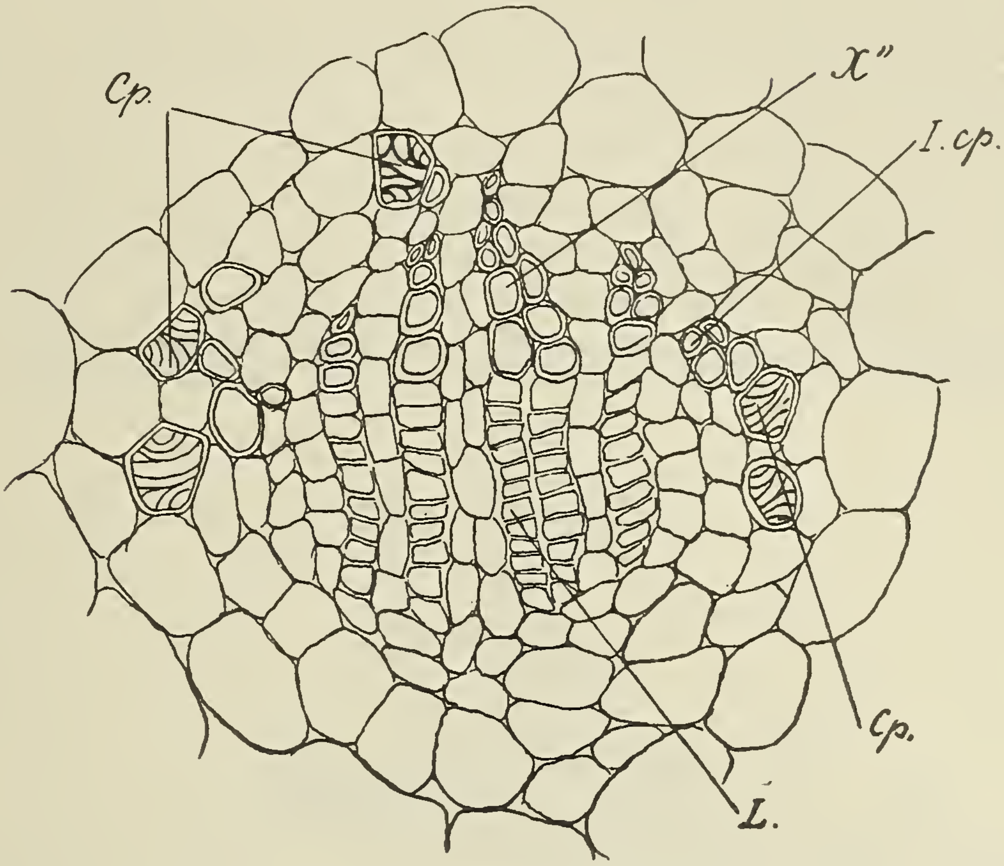


Fig. 48. *Ginkgo biloba.*
Coupe transversale au milieu d'un pétiole. Cf. Un peu de Cp. latéral.

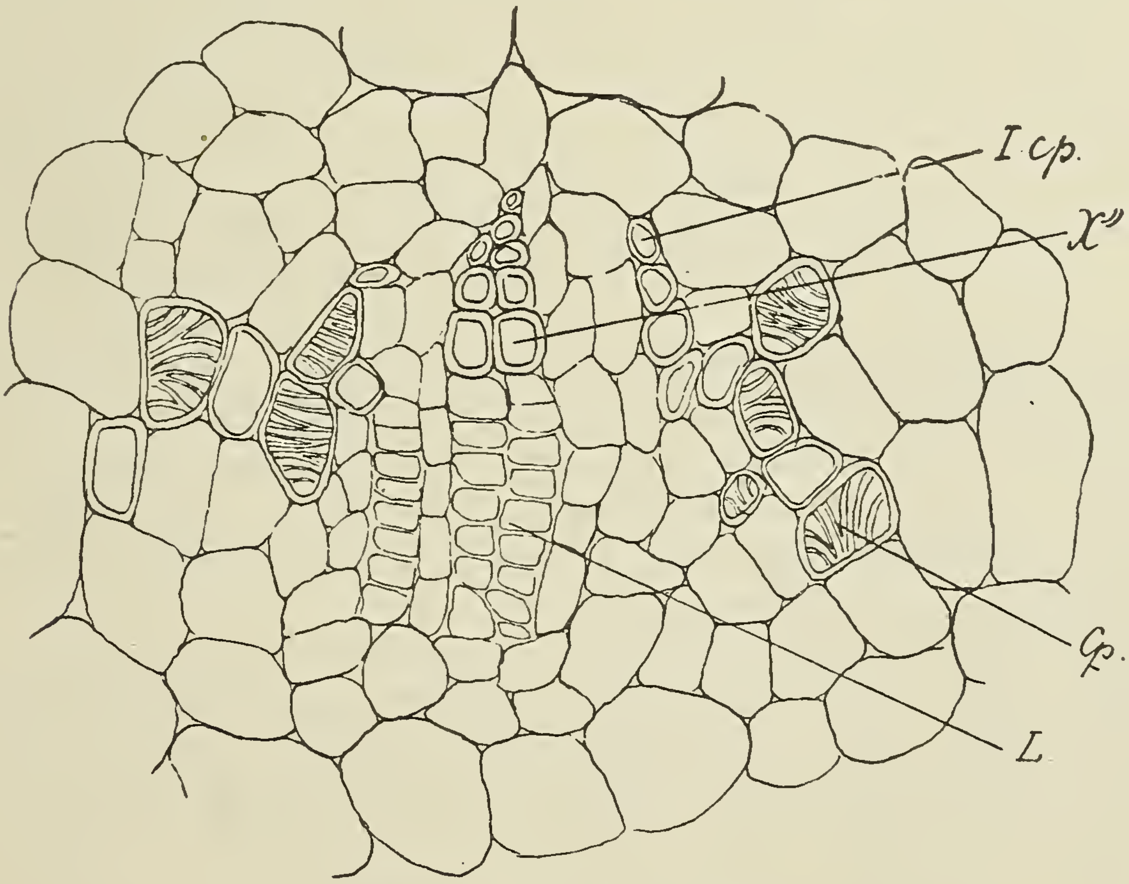


Fig. 49. *Ginkgo biloba.*
Coupe transversale par la base d'un limbe. Cp. bien développé en deux ailes latérales, réticulé.

J'ai terminé ici l'exposé de ces nouvelles observations; je le répète, ces faits, encore que peu complets, n'ont pu que m'affermir davantage dans mon opinion, qu'il s'agit bien ici d'un tissu précis, très nettement défini au point de vue morphologique; ce tissu, par comparaison avec les Cycadées, et pour toutes les raisons énoncées au cours de mes deux travaux, ne saurait être que du xylème centripète; il ne s'agit donc nullement d'un tissu diffus, né tardivement, homologue à des lièges ou à des sclérenchymes.

Il me semble avoir donné des arguments précis en faveur de ma manière de voir, et mes figures, aussi bien que les nombreux réactifs utilisés pour caractériser ces cellules, comme xylème et non comme suber, ne peuvent que la confirmer.

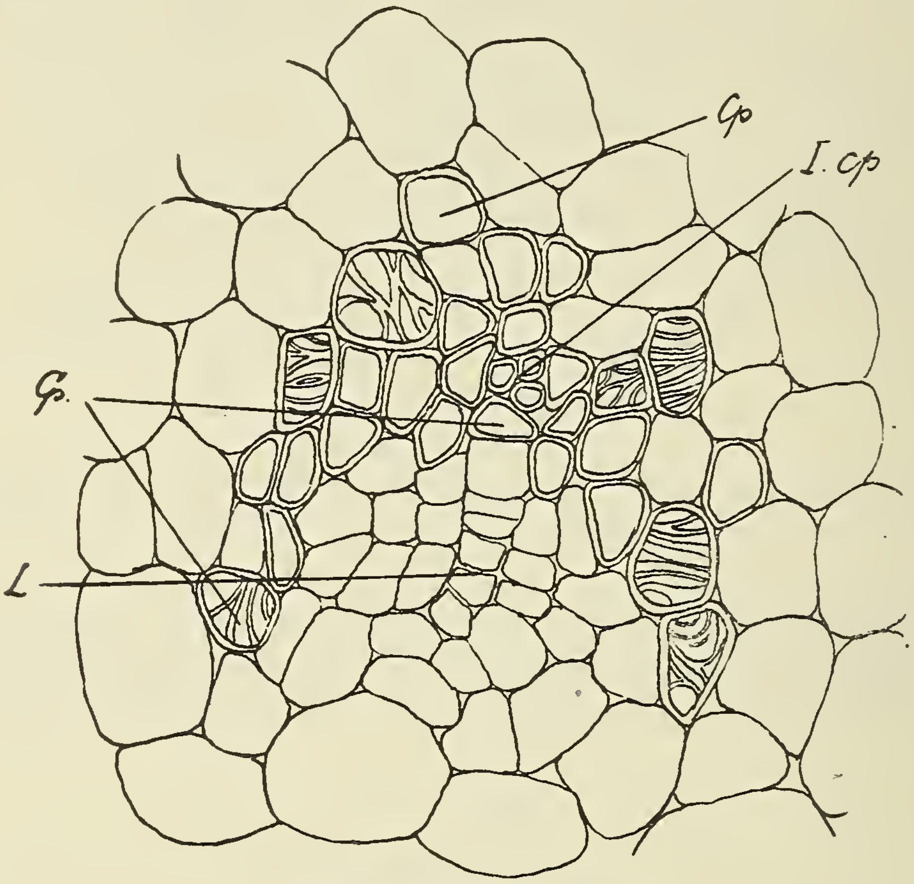


Fig. 50. *Ginkgo biloba.*
Coupe transversale d'une feuille. Sommet d'une nervure. Cf. disparu.
Tendance du Cp. réticulé à devenir mésarche.

Jusqu'à présent on n'a opposé à cette conception, pour la combattre, que des arguments basés non pas sur des faits déterminés et démontrés, mais sur des théories et sur des suppositions ne prouvant pas grand chose.

Aussi bien j'aurai sans doute l'occasion de poursuivre mes recherches dans cette direction, et de faire porter mes observations sur un ensemble plus considérable de Conifères; et je suis convaincu que rien ne viendra infirmer mes observations et que toutes ces plantes, au moins pour certains de leurs organes ayant conservé plus constants les caractères ancestraux, se montreront pourvues d'un bois centripète typique et se rangeront ainsi dans le schéma général.

Zur Kenntnis der extrafloralen Nektarien.

Von

Eduard Schwendt.

Mit Tafel IX und X.

I. Vorbemerkungen.

Von den biologischen Problemen, die augenblicklich ihrer Lösung harren, haben wenige so sehr das allgemeine Interesse erregt, als die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen. Mit diesen Beziehungen haben viele Autoren die Deutung der extrafloralen Nektarien in Verbindung gebracht, und hierin liegt wohl vor allem der Grund, daß die Literatur über diese Organe bereits einen ansehnlichen Umfang erreicht hat. Doch nicht nur von dieser rein biologischen Seite, sondern auch von manchen anderen Gesichtspunkten aus sind die extrafloralen Nektarien in den letzten Jahrzehnten oft der Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchung gewesen. Haben nun auch manche der dabei aufgekommenen Fragen bereits eine Aufklärung erfahren, so ist unsere Kenntnis der Nektarien in anatomischer oder gar entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht doch noch sehr lückenhaft. Daher stellte ich mir in der vorliegenden Arbeit die Aufgabe, vor allem nach diesen Richtungen hin einen Beitrag zu liefern, der bei einer späteren zusammenfassenden Darstellung dieses Gegenstandes vielleicht von einigem Nutzen sein dürfte.

Die Untersuchungen, über welche nachstehend berichtet wird, sind von mir im Göttinger botanischen Institut auf Veranlassung des Herrn Professor Dr. A. Peter ausgeführt worden. Es ist mir eine angenehme Pflicht, diesem meinem verehrten Lehrer meinen herzlichen Dank auszusprechen für das mir stets entgegengebrachte Interesse und die wertvolle Unterstützung, die er mir während dieser Arbeit zuteil werden ließ.

Kurzer Überblick über die historische Entwicklung unserer Kenntnisse von den extrafloralen Nektarien.

Das Vorkommen extrafloraler Nektarien ist längst bekannt: es sind die mannigfachen „glandulae“ der alten Systematiker, die bei neueren Forschungen zum großen Teil sich als Nektarien erwiesen.

Zuerst machte Chr. K. Sprengel[1]) 1793 auf das Vorkommen und die drüsige Eigenschaft einiger extrafloraler „Saftdrüsen" aufmerksam.

Die erste größere anatomische Bearbeitung der extrafloralen Nektarien rührt von Caspary[2]) her, der in seiner 1848 erschienenen Dissertation „De nectariis" ein besonderes Kapitel den „nectariis extra florem sitis" widmete und damit zugleich der Urheber dieses Terminus wurde.

Von den seitdem erschienenen Arbeiten — eine größere Anzahl findet sich in dem beigegebenen Literaturverzeichnis angeführt —, die anatomische Verhältnisse berücksichtigen, erwähne ich nur die wichtigsten und beschränke mich auf ganz kurze Angaben, da eine eingehende Besprechung weit über den Rahmen der vorliegenden Arbeit hinausgreifen würde.

Im Jahre 1876 veröffentlichte Reinke[3]) die Ergebnisse einer Untersuchung über die anatomische Struktur der an Laubblättern befindlichen Sekretionsorgane, in der er auch die Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Nektarien behandelt hatte.

V. A. Poulsen[4]) gab in den folgenden Jahren eine Reihe kleinere, zumteil mit Abbildungen versehene Mitteilungen, die leider öfters nicht eingehend genug sind, im übrigen auch manchen deutschen Forschern unbekannt blieben.

Wesentlich gefördert wurden unsere Kenntnisse durch Bonnier[5]), der sein Hauptaugenmerk der physiologischen Seite zuwandte, doch auch in anatomischer Hinsicht sich Verdienste erwarb. Seit dem Erscheinen von Delpinos[6]) „Funzione mirmecofila nel regno vegetale" beschäftigten sich verschiedene italienische Forscher mit Untersuchungen über „nettarii estranuziali"; ich will hier unter anderen nur Morini[7]) nennen, der in seiner Abhandlung die bis dahin gewonnenen Kenntnisse zusammenfaßte und durch eigene Untersuchungen vervollständigte.

Außer den kleineren Arbeiten von Rathay[8]) und v. Wettstein¹) ist hier noch die von Correns²) zu erwähnen, der die Anatomie und Entwicklungsgeschichte der extrafloralen Nektarien von *Dioscorea* eingehend untersuchte.

---

[1]) Sprengel, Ch. K., Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793.

[2]) Caspary, De nectariis. Dissert. Elverfeldae 1848.

[3]) Reinke, Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Sekretionsorgane. Pringsheims Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 10. 1876.

[4]) Poulsen, V. A., Om nogle Trikomer og Nektarier. (Videnskabelige Meddelelser fra den naturh. Forening Kjöbenhavn. 1875.)

[5]) Bonnier, Les nectaires. (Ann. des sciences naturelles. Serie 6. Tome 8. Paris 1878.)

[6]) Delpino, Funzione mirmecofila nel regno vegetale. (Memorie della accademia di Bologna. Serie IV. 1886—88.)

[7]) Morini, Contributo all' anatomia ed alla fisiologia dei nettarii estranuziali. (Memorie della accademia di Bologna. Serie IV. Tomo 7. Bologna 1886.)

[8]) Rathay, Über nektarabsondernde Trichome einiger Melampyrumarten. (Sitzber. d. k. Ak. d. Wiss. Wien. Math. naturw. Classe. Bd. 81. Wien 1880.)

Mit dem Erscheinen der Dissertation von Aufrecht³) schließen die anatomischen Untersuchungen meines Wissens ab.

Bemerkungen über das untersuchte Material, die Präparation und die Terminologie.

In Anbetracht der außerordentlich großen Zahl der extrafloralen Nektarien ist bis jetzt nur ein recht geringer Bruchteil derselben anatomisch näher bekannt geworden. Zum großen Teil sind es leicht zugängliche und auffallende Drüsen, die in vielen Untersuchungen immer wiederkehren; ich will hier nur auf *Pteris aquilina* hinweisen, dessen Nektarien, soweit mir bekannt wurde, nicht weniger als fünfmal bearbeitet worden sind; mit *Ricinus, Sambucus, Viburnum* u. a. ist es ähnlich. Ich behandle daher im folgenden aus einer größeren Untersuchungsreihe (etwa 60 Arten) nur solche Spezies genauer, deren feinere Struktur noch gar nicht oder doch nur oberflächlich und von anderen Gesichtspunkten aus untersucht ist. Besondere Beachtung wendete ich solchen Drüsen zu, die mittels Trichombildungen sezernieren.

Das von mir untersuchte Material wurde fast durchweg in Paraffin eingebettet, je nach Bedürfnis in Schnitte von 4 bis 15 μ Dicke zerlegt und meist mit Delafield'schem Hämatoxylin gefärbt. Die Untersuchung, die zwei Jahre in Anspruch nahm, insbesondere diejenige der Entwicklungsgeschichte, wurde an Schnittserien durchgeführt. Meistens wurden von einem Objekt mehrere Serien angefertigt, sodaß die Gesamtzahl der studierten Schnitte sich auf etwa 20000 beläuft.

Bevor ich mich der Darstellung der Einzeluntersuchungen zuwende, wird es angesichts der etwas unsicheren Terminologie zweckmäßig sein, einige Bemerkungen über dieselbe hier vorauszuschicken.

In einem großen Teil der Arbeiten der letzten Jahre ist von extranuptialen Nektarien die Rede: eine von Delpino eingeführte rein biologische Bezeichnung, die ich nicht acceptieren möchte, weil die in ihr liegende einschränkende Zweckbestimmung meines Erachtens erst von Fall zu Fall zu beweisen ist. Ich behalte daher den alten einmal eingebürgerten Ausdruck extrafloral bei, obwohl auch dieser wenig positives aussagt, und auch namentlich inbezug auf die Nektarien der Farne durchaus nicht einwandfrei ist.

Was den von Linné eingeführten Terminus Nektarium anbelangt — in der vorliegenden Arbeit öfter kurz Drüse genannt —,

---

¹) v. Wettstein, Über die Compositen der österreichisch-ungarischen Flora mit zuckerabscheidenden Hüllschuppen. (Sitzber. Wiener Akad. Bd. 97. 1888.)

²) Correns, Zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der extranuptialen Nektarien von *Dioscorea*. (Sitzber. d. Akad. zu Wien. Math.-naturw. Classe. Bd. 97. Wien 1888.)

³) Aufrecht, Beitrag z. Kenntnis extrafloraler Nektarien. Diss. Zürich 1891.

so ist es nicht möglich, für diesen Kollektivbegriff eine strenge morphologisch-anatomische Definition zu geben, da er gerade in Bezug auf die extrafloralen Fälle ein Sammelname für die heterogensten Gebilde ist, denen allen nur die physiologische Funktion der Nektarabsonderung gemeinsam ist. Ich möchte die Anwendung dieses Ausdruckes einschränken auf solche drüsig ausgebildete, auf vegetativen Teilen der Pflanze befindliche Stellen, an denen normalerweise die Absonderung einer zuckerhaltigen Flüssigkeit (Nektar) erfolgt.

Von einem Nektariumgewebe oder Drüsengewebe rede ich im folgenden nur, wenn ein solches sowohl inhaltlich als auch anatomisch scharf ausgeprägt ist.

Bearbeitete Arten.

Geschnitten wurden die extrafloralen Nektarien bezw. nektarienähnlichen Drüsen von folgenden Arten:

1) *Farne: Drynaria Linnaei* Bory, *D. quercifolia* Bory, *D. rigidula* J. Sm., *Polypodium Heracleum* Kze., *P. Meyenianum* Schott, *Pteris aquilina* Linn.;

2) *Dioscoreaceen: Dioscorea alata* Linn.;

3) *Salicaceen: Populus alba* Linn., *P. candicans* Ait. Hort. Kew, *P. monilifera* Ait. Hort. Kew, *P. tremula* Linn.;

4) *Polygonaceen: Muehlenbeckia sagittifolia* Meissn., *Polygonum baldschuanicum* Regel, *P. Convolvulus* Linn., *P. dumetorum* Linn., *P. multiflorum* Thunb.;

5) *Euphorbiaceen: Hippomane Mancinella* Linn., *Hura crepitans* Linn., *Ricinus communis* Linn.;

6) *Turneraceen: Turnera angustifolia* Mill.;

7) *Rosaceen: Prunus Armeniaca* Linn., *P. avium* Linn., *P. Laurocerasus* Linn., *P. Padus* Linn.;

8) *Passifloraceen: Modecca lobata* Jacq., *Passiflora coerulea* Linn., *P. edulis* Sims.;

9) *Malvaceen: Gossypium brasiliense* Macfad., *G. Davidsonii* Kellogg, *G. herbaceum* Linn., *G. microcarpum* Tod.;

10) *Cucurbitaceen: Actinostemma paniculatum* Maxim., *Luffa cylindrica* M. Roem., *Momordica cochinchinensis* Spreng.;

11) *Leguminosen: Acacia cornigera* Willd., *A. Lichtensteinii* hort., *A. longifolia* Willd., *A. longifolia var. Sophorae, A. lophantha* Willd., *A. neriifolia* A. Cunn., *A. saligna* Wendl., *Albizzia Neumanniana* Heynt, *Cassia arborescens* Mill., *C. marylandica* Linn., *Vicia amphicarpa* Dorthes, *V. Faba* Linn., *V. sepium* Linn.;

12) *Bignoniaceen: Tecoma radicans* Juss.;

13) *Verbenaceen: Clerodendron fragrans* Willd., *Cl. ixoriflorum* Hassk.;

14) *Oleaceen: Ligustrum lucidum* Mill., *L. Regelianum* Hort. Lemoine, *L. vulgare* Linn., *Syringa chinensis* Willd., *S. persica* Linn.;

15) *Plumbagineen: Plumbago rosea* Linn.;

16) *Caprifoliaceen: Sambucus nigra* Linn.; *S. racemosa* Linn., *Viburnum Opulus* Linn.

Interessante Verhältnisse zeigen unter anderen die Nektarien von *Actinostemma paniculatum* und *Plumbago rosea,* doch sind die Untersuchungen noch nicht so weit gediehen, daß sie hier veröffentlicht werden konnten.

II. Anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen.

Muehlenbeckia sagittifolia Meissn. — Südamerika.

a) Ausgebildetes Nektarium.

An der Unterseite des Blattkissens befindet sich das extraflorale Nektarium als eine flache, bis 1 mm breite und 2 mm lange, meist elliptisch begrenzte Grube, die von dem angrenzenden hypodermalen Gewebe wallartig rings umgeben wird. An warmen Tagen wurde an dieser Stelle reichlich eine Flüssigkeit ausgeschieden, die Fehlings Lösung zu Kupferoxydul reduzierte.

Für die nachfolgende Untersuchung ist, sofern nichts anderes bemerkt wird, ein sezernierendes Nektarium zugrunde gelegt.

Soweit die grubenartige Einsenkung reicht, sind die hypodermalen Zellen des Blattpolsters, sowie noch etwa fünf weitere darunter liegende Zellschichten kleiner, mehr polyedrisch gestaltet und dichter aneinanderstoßend, als es sonst an entsprechenden Stellen des Blattkissens der Fall ist; inhaltlich jedoch weichen sie von ihrer Umgebung nicht in dem Maße ab, daß man hier von einem typischen Drüsengewebe reden könnte, in welchem man die Entstehung des Nektars zu suchen hätte. Bisweilen scheinen sich die Phloemelemente der Gefäßbündel des Blattkissens diesem eben genannten Gewebe etwas zu nähern. Der Grund der Vertiefung ist mit zahlreichen Trichomen bedeckt, deren Gesamtheit — etwa 30 bis 70 — das Nektarium bilden, das demnach in diesem Falle ein rein epidermales Gebilde, eine Hautdrüse im Sinne de Bary's ist.

An dem einzelnen Trichom oder Drüsenhaar muß man auf Grund der Entwicklungsgeschichte dreierlei unterscheiden: 1) den Fuß- oder Basalteil, 2) den Stiel, 3) das Köpfchen oder den sezernierenden Teil.

Die Basalzellen (Fig. 1*b*) bilden die Fortsetzung der Epidermis des Blattkissens. Der Fuß des einzelnen Drüsenhaares ist als solcher im ausgebildeten Zustande schwer zu erkennen; er besteht bei mittelgroßen Trichomen aus etwa 50 bis 70 Zellen.

Der nach außen daranschließende Stielteil (Fig. 1, *s*) ist meist einschichtig und gleichfalls aus etwa 60 kubischen Zellen zusammengesetzt. Während die Basalzellen der einzelnen Drüsenhaare in innigem Zusammenhang stehen, lassen die Stielteile zwischen den einzelnen Trichomen kleine Zwischenräume (Fig. 1, *l*) frei. Diese Stielzellen sind plasmareich und treten recht deutlich auf mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten dadurch hervor, daß ihre Radialwände nicht tingiert werden. Letztere sind etwas verdickt und werden mit Chlorzinkjod gelbbraun, sind also „verkorkt"; zeitweise bemerkt man auch an den Tangentialwänden, die nach dem Fuß hin liegen, eine schwache „Verkorkung". Behandelt man Schnitte mit Fuchsinlösung, so werden die Radialwände intensiv rot gefärbt, die das Trichom kontinuierlich bekleidende Cuticula aber ist als zartes farblos bleibendes Häutchen bei starker Vergrößerung deutlich außerhalb der Radialwände des Stiels zu erkennen. Aus welchen Stoffen die eben als „verkorkt" bezeichnete Membran besteht, ist nach dem heutigen Stande unserer mikrochemischen Kenntnisse nicht zu entscheiden, jedenfalls erhellt aus dem soeben angegebenen Befund, daß sie chemisch oder doch mindestens physikalisch mit der Cuticula nicht identisch ist.

Bei hinreichend dünnen Flächenschnitten kann man häufig an der Stärke der radialen Wandverdickungen noch die Reihenfolge ihrer successiven Entstehung erkennen (Fig. 2), besonders die durch die ersten Radialteilungen (Quadrantenbildung) gebildeten Membranen sind fast in jedem Drüsenhaar auch auf Querschnitten durch ihre Dicke vor allen anderen Zellwänden ausgezeichnet.

Der Köpfchenteil oder sezernierende Abschnitt des Haargebildes besteht in der Regel aus einer Schicht langgestreckter zartwandiger Palissadenzellen, die reich an Plasma sind und relativ große Kerne besitzen. Ihre Zahl ist ziemlich groß, etwa 150 bis 180, sodaß das einzelne Trichom demnach im ganzen etwa 320 Zellen enthält. Bekleidet wird das Köpfchen von einer zarten Cuticula.

Ein auf dem Stadium der Sekretion mit Kaliumbichromat[1]) behandeltes Nektarium läßt einen enormen Reichtum an „Gerbstoff" erkennen: Palissaden-, Stiel- und Basalteil der einzelnen Trichome enthalten ungewöhnlich viel Gerbstoff, der in den Stielzellen in Form kleiner Kugeln, in den beiden anderen Teilen des Drüsenhaares in größeren Ballen ausgefällt ist. Auch die subepidermale Schicht ist sehr gerbstoffreich. Darunter folgen, soweit sich die grubige Einsenkung erstreckt, ein bis zwei gerbstofffreie Schichten; in tieferen Zelllagen ist er wieder vorhanden, wie denn überhaupt in der ganzen Pflanze die Körper aus der Klasse der Gerbstoffe weit verbreitet sind. Der Gerbstoff ist von den ersten Entwicklungszuständen an im Nektarium vorhanden, wandert also nicht etwa erst später ein; mit dem Wachstum der Drüse nimmt auch die Menge des Gerbstoffes zu.

b) Entwicklungsgeschichte.

Wie die nachfolgende Darstellung der Entwicklungsgeschichte lehrt, sind die einzelnen Nektar ausscheidenden Gebilde

---

[1]) Zum Gerbstoffnachweis wurden die Objekte meist nach der von Berthold: Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation, I. Teil, p. 12 angegebenen Methode mit Kaliumbichromatlösung injiziert.

Trichome, die aus je einer Epidermzelle als Initiale hervorgehen.

Die Entwicklung des Nektariums beginnt, von der Mitte gegen den Rand des späteren Drüsenkomplexes fortschreitend, zu der Zeit, wenn die primären Gefäße im Blattpolster bereits deutlich differenziert sind. Zunächst vergrößern sich die Epidermzellen, wölben sich nach außen vor (Fig. 3, t^1) und werden bald durch zwei senkrecht aufeinander orientierte Radialwände in Quadranten zerlegt (Fig. 3, t^2; Fig. 4). Dann teilt sich etwa in der Höhe der angrenzenden Epidermiszellen fast gleichzeitig jede dieser vier prismatischen Zellen durch eine tangentiale Querwand in zwei ungefähr gleiche Tochterzellen (Fig 4 und 5). Die untere der beiden so entstandenen Zellschichten bildet weiter keine Tangentialwände mehr aus und wird der spätere Fuß des Trichoms. Die oberen über das Niveau der angrenzenden Epidermiszellen vorgewölbten Zellen teilen sich jedoch bald von neuem tangential wiederum in je zwei Zellen, die ungefähr gleichgroß sind (Fig. 5 und 6). Nachdem diese zwölf Abkömmlinge der einen Epidermiszelle hiermit über die erste Phase ihres Jugendzustandes hinausgekommen sind, beginnen sie von nun ab, je nach den spezifischen Leistungen, die sie als Teile des fertigen Zellkomplexes zu erfüllen haben, sich zu modifizieren. In der Regel finden im weiteren Entwicklungsverlauf nur noch radiale Teilungen statt, öfter anfangs noch ziemlich gleichzeitig (Fig. 7) in den einzelnen Zelllagen. Im Fuß und Stiel schreitet beim ferneren Wachstum die Zellvermehrung korrespondierend fort. Die Basalzellen erreichen zuerst ihre definitive Gestalt, die Stielzellen nehmen am wenigsten an der Weiterentwicklung teil und werden insofern verändert, als nach vollendeter Zellteilung des Trichoms ihre Radialwände unter „Verkorkung“ verdickt werden. Die größte Umgestaltung erfährt die äußerste Zellschicht, deren Elemente sich unter sehr schnell aufeinander folgenden Radialteilungen zu dem sezernierenden Palissadengewebe differenzieren.

Die jugendliche Drüse weicht dadurch von der sezernierenden ab, daß sie über die Epidermis hervorragt, und daß ihre einzelnen Trichome höher und gestreckter erscheinen und dicht aneinander grenzen (Fig. 7). Wenn sich jedoch das Internodium und der Blattstiel zu strecken beginnen, dann werden bei der hierdurch erfolgenden Oberflächenvergrößerung die einzelnen Drüsentrichome etwas auseinander gerückt. Dadurch bekommen die bis dahin eng aneinander gepreßten Köpfchen, die ihre definitive Höhe bereits erreicht haben, mehr Platz, dehnen sich infolgedessen — abgesehen von einer durch noch etwaiges aktives Wachstum erfolgenden Volumzunahme — in die Breite aus und erscheinen somit in der ausgebildeten Drüse platter als zuvor. Während auch die Basalzellen durch das Längenwachstum des Stengels etwas gestreckt werden, behalten die Stielzellen im großen und ganzen ihre Dimensionen, da ihre Radialwände bereits verdickt und „verkorkt“ sind, wenn die einzelnen Trichome noch dicht zusammengedrängt stehen und die angrenzende Epidermis etwas überragen. Auf diese Weise ist das Entstehen der Zwischenräume zwischen den einzelnen Trichomen zu erklären.

Von der eben geschilderten Entwicklung gibt es natürlich oft mehr oder weniger erhebliche Abweichungen. So kommen statt der vier durch die primäre Radialteilung der Epidermzelle entstehenden Zellen bisweilen deren fünf vor; nicht selten eilt ferner nach der Ausbildung der drei Zellschichten die obere Zelllage den anderen gegenüber in der Bildung von Radialwänden voraus (Fig. 6), sodaß der spätere sezernierende Köpfchenteil bereits aus sechzehn Zellen besteht, wenn in den beiden darunter liegenden Zellschichten die sekundäre Radialteilung noch nicht begonnen hat. Öfter teilen sich auch die Köpfchenzellen tangential in zwei Palissadenschichten, und schließlich kommt es in letzterem Falle auch manchmal vor, daß die untere dieser beiden Schichten nicht aus prismatisch gestreckten, sondern aus isodiametrischen Zellen besteht.

An der Ober- und Unterseite der Lamina, der Blattmittelrippe u. s. w. finden sich häufig einzelstehende Drüsenhaare von im wesentlichen gleichem Bau wie die Trichome des Nektariums: Fußteil, Stielzellen mit verdickten und verkorkten Radialwänden und prismatische Köpfchenzellen. Diese Trichome sind bereits vollständig ausgebildet, wenn das Nektarium erst angelegt wird.

Polygonum baldschuanicum Regel. — Bokhara.

Das extraflorale Nektarium befindet sich an der Unterseite des Blattpolsters als eine grubenförmige Vertiefung, die bis $1/2$ mm breit und 1 mm lang wird, meist jedoch bedeutend kleiner bleibt und oft nur gerade noch mit bloßem Auge zu erkennen ist.¹) Die Sekretion ist im allgemeinen äußerst spärlich, und nur beim Austreiben im Mai und an warmen Tagen sah ich bisweilen eine Flüssigkeit ausgeschieden, die, wie die Reaktion mit Fehling'scher Lösung zeigte, eine reduzierende Zuckerart enthielt.

Soweit sich die grubige Einsenkung erstreckt, ist das Parenchym des Blattkissens, besonders die subepidermale Schicht etwas kleinzelliger als in der Umgebung. Die Zellen dieses Parenchyms stoßen ohne nennenswerte Interzellularen dicht aneinander, haben unregelmäßige, teils abgerundete, teils mehr polyedrische Form; im letzteren Fall sind sie plasmareich und stehen öfter in ununterbrochenem Zusammenhang mit den unter dem Nektarium liegenden Gefäßbündeln des Blattpolsters.

Das Nektarium wird auch in diesem Fall nur durch eine Gruppe — etwa fünfundzwanzig — dicht nebeneinanderstehender Trichome gebildet, ist also nichts weiter als eine lokale Anhäufung von Drüsenhaaren, die dadurch zustande kommt, daß sich an dieser Stelle jede Epidermiszelle zu einem Trichom umbildet.

Die einzelnen Drüsenhaare werden durch mehr oder weniger

---

¹) Das Nektarium ist nicht an jedem Blatt ausgebildet.

große Zwischenräume (Fig. 8, *l*) getrennt und lassen je drei Teile erkennen.

Der Basalteil des Trichoms besteht aus drei bis vierzehn Zellen, die sich am Rande der Grube kontinuierlich in die umgebende Epidermis fortsetzen. Die Stielzellen sind meist in etwas geringerer Zahl als die Fußzellen vorhanden. Ihr Inhalt erscheint stark granuliert, farblos bis hellgelblich, ihre verdickten Radialwände werden mit Chlorzinkjod gelbbraun und bleiben auf mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten farblos.

Das sezernierende Köpfchen besteht aus unregelmäßig gestalteten, teilweise prismatischen Zellen, die meist mehr oder weniger fächerförmig angeordnet sind (Fig. 8, *k*), ein dichtes Plasma und einen relativ großen Zellkern besitzen.

Wie ein mit Ferrichlorid behandeltes sezernierendes Nektarium zeigt, ist in den Trichomen und dem oben erwähnten „subglandularen“ Parenchym viel Gerbstoff vorhanden.

Einige andere Polygonaceen.

Außer den beiden eben geschilderten Polygonaceen untersuchte ich näher noch die extrafloralen Nektarien von *Polygonum Convolvulus* Linn. (gemäßigte nördliche Zone), *Polygonum dumetorum* Linn. (gemäßigte nördliche Zone), *Polygonum multiflorum* Thunb. (China, Japan). Die Drüsen finden sich in allen diesen Fällen an gleicher Stelle wie bei *Polygonum baldschuanicum*. Die Entwicklungsgeschichte verfolgte ich bei *Polygonum dumetorum* und fand, daß sie von der bei *Muehlenbeckia* ausführlich beschriebenen nicht wesentlich abweicht.

Bei *Polygonum dumetorum* stehen die einzelnen Drüsenhaare meist weiter voneinander ab, als es bei *Muehlenbeckia* der Fall ist. Ihr sezernierendes Köpfchen, das dem von *Polygonum baldschuanicum* durch fächerartige Anordnung seiner Zellen ähnelt, durch palissadenartige Form der einzelnen Elemente jedoch davon abweicht, ist an der Basis verbreitert und greift oft helmartig über den Stielteil hinüber, sodaß man je nach der Schnitthöhe auf Flächenansichten in demselben Köpfchen oben etwa 30, unten etwa 50 Palissadenzellen sieht. Der Stielteil besteht aus drei bis zehn Zellen mit verdickten und verkorkten Radialwänden. Gerbstoff findet sich in gleicher Verbreitung wie bei *Muehlenbeckia.*

Polygonum Convolvulus zeigt keine Abweichungen von eben genannter Spezies.

Bei *Polygonum multiflorum* wird die sezernierende Fläche von fünfzehn bis zwanzig Trichomen gebildet, die in ihrem Bau denen von *Muehlenbeckia* ähneln, nur durch größere Zwischenräume getrennt werden und stärker plattgedrückt erscheinen, meist auch einen an der Basis verbreiterten Köpfchenteil erkennen lassen; Gerbstoff ist in gleicher Weise wie bei *Muehlenbeckia* verbreitet.

Gossypium brasiliense Macfad. — Trop. Amerika.

a) Sezernierendes Nektarium.

An der Unterseite der Blattmittelrippe, bisweilen auch an entsprechenden Stellen einiger anderer stärkerer Rippen des handnervigen Blattes befindet sich etwa 8 mm von der Basis der Lamina entfernt eine grubige Vertiefung, die sehr verschieden geformt sein kann (elliptisch, kreisförmig, dreieckig, auch rinnenartig verlängert) und das extraflorale Nektarium darstellt. Im Bereich dieser Einsenkung ist die Blattmittelrippe oft etwas verbreitert. Die reichlich ausgeschiedene Flüssigkeit reagiert auf eine reduzierende Zuckerart, ist also Nektar.

Ein Querschnitt zeigt, soweit die Nektar ausscheidende Fläche sich erstreckt, halbkreisförmig darunterliegend ein Gewebe, das zwar in manchen Punkten, z. B. Kleinzelligkeit, von seiner Umgebung abweicht, aber nicht als typisches Drüsengewebe zu bezeichnen ist; es besteht gegen den Rand der Grube hin aus vier, in der Mitte aus etwa acht Schichten polygonaler Zellen, die, je näher der Epidermis, desto dichter aneinanderschließen. Unter diesem subglandularen Gewebe liegt die Gefäßbündelmasse der Blattmittelrippe durch einige Schichten größerer abgerundeter Parenchymzellen von ihm getrennt.

Der Grund der grubigen Vertiefung ist mit zahlreichen — etwa 240 — Drüsenhaaren bedeckt (Fig. 13, *t*), deren frei hervorragender Teil auf tangentialen Flächenschnitten einen elliptischen Umriß zeigt, und zwar in axialer Richtung gestreckt ist (Fig. 9), wodurch bewirkt wird, daß die Trichome auf Längsschnitten flacher und breiter, auf Querschnitten höher und schmaler erscheinen. Die einzelnen Drüsenhaare sind in Fuß, Stiel und Köpfchen gegliedert.

Die Basalzellen — etwa zehn bis fünfzehn in einem Trichom — wölben sich nach oben verjüngt sockelartig etwas hervor, sodaß die die einzelnen Drüsenhaare trennenden Zwischenräume als nach unten konisch zugespitzte Rille in prägnanten Fällen bis zur Mitte der Basalzellen einschneiden (Fig. 10, *b*). (Bei *Vicia amphicarpa, V. Faba, V. sepium* ist es ähnlich.) Damit hängt es zusammen, daß auf tangentialen Flächenschnitten, die gerade durch die tiefste Stelle dieser Einschnitte geführt werden, die Basalteile der einzelnen Trichome noch deutlich voneinander abgegrenzt erscheinen, und zwar wabenartig in Form axial gestreckter Sechsecke, die bisweilen kahnförmig zugespitzt sind (Fig. 11), dicht aneinanderstoßend.

Der Stiel besteht aus einer einzigen Zelle. Ihre stark verdickte Radialwand, die auf mit Hämatoxylin tingierten Präparaten farblos bleibt, wird mit Chlorzinkjod gelbbraun und speichert mit Fuchsin gefärbt diesen Farbstoff sehr intensiv. In jüngeren Stadien ist die Wand noch unverdickt und färbt sich mit Hämatoxylin blau; sie wird erst verdickt und chemisch verändert, wenn der Entwicklungsgang des Nektariums abgeschlossen ist. Meist sieht man diese Wandverdickung sich auch auf die an die freie Oberfläche grenzende Membran der Fußzellen fortsetzen (Fig. 10, *w*).

Die Cuticula ist als dünnes Häutchen mehr oder weniger deutlich von ihr abgesetzt, also ihr stofflich nicht vollständig gleich. An älteren Nektarien bemerkte ich bisweilen auch in der Mitte der unteren Tangentialwand des Stieles eine scheibenförmige verdickte Stelle, vielleicht ein Zeichen für das beginnende Erlöschen der Sekretion.

Das Köpfchen endigt ellipsoidisch abgerundet und besteht aus etwa sechzig bis hundert Zellen — das einzelne Trichom ist also im Mittel aus ungefähr neunzig Zellen zusammengesetzt —, die, wie man öfter konstatieren kann, ihrer Entwicklung gemäß in (vier) Schichten angeordnet sind. Diese sezernierenden Zellen sind plasmareich, und besitzen äußerst zarte Membranen. Die Cuticula geht kontinuierlich über die ganze Oberfläche der Trichome hinweg und erscheint über den Köpfchen nicht selten abgehoben.

In den einzelnen Teilen der Trichome und den zwei hypodermalen Zellschichten sind gelbbraune Massen enthalten, die durch Alkohol nicht ausgezogen wurden (die Objekte waren vorher mit Formalin behandelt) und auch bei wochenlangem Verweilen in Xylol sich nicht lösten. Ich möchte diese Inhaltsstoffe, zumal auch durch längeres Einwirken von Eisenchlorid an gleichen Stellen eine Schwarzfärbung entsteht, als gerbstoffhaltig ansprechen.[1]) Enorm reich an diesem Inhalt ist speziell der Köpfchenteil der Trichome. In dem subglandularen Gewebe kommen zerstreut Drusen von Calciumoxalat vor.

Den nektarausscheidenden Trichomen im wesentlichen gleich gebaute, denselben Inhalt enthaltende Drüsenhaare finden sich auf der Blattoberseite und den Seiten der Blattmittelrippe. Ihre Entwicklung ist auch in diesem Falle bereits abgeschlossen, wenn die des Nektariums beginnt.

b) Entwicklungsgeschichte.

Die nektarabsondernden Gebilde lassen sich genetisch auf eine Epidermiszelle zurückführen, sind also Trichome.

Ihre Entwicklung beginnt verhältnismäßig spät, nämlich wenn die Gefäßbündel der Blattmittelrippe bereits deutlich differenziert sind; sie schreitet von der Mitte einer ganz flachen Einsenkung ausgehend gegen die Peripherie hin fort.

Zunächst (Fig. 12) wölbt sich eine Epidermzelle über das umgebende Niveau papillenartig weit nach außen vor und bildet alsdann, wenn sie etwa doppelt so lang als breit ist, ungefähr in der Höhe der Außenfläche der angrenzenden Epidermis, eine tangentiale Querwand aus. Die untere der beiden so entstandenen Zellen teilt sich im ferneren Entwicklungsgange nur noch senkrecht zur Oberfläche und wird zum Fuß, der sich später durch akropetales Wachstum etwas nach außen vorstreckt. Die obere Zelle geht schnell hintereinander weitere Querteilungen ein und besteht so successive aus zwei, drei, vier, fünf etagenartig übereinanderliegenden Zellen. Die unterste dieser fünf Zellen teilt sich nicht weiter und ist die spätere Stielzelle; aus den oberen vier Zellen geht durch lebhafte Radialteilungen das spätere Köpfchen hervor.

---

[1]) cf. Zacharias, Über Sekretbehälter mit verkorkten Membranen. (Bot. Ztg. 1879. p. 621.)

Ich brauche wohl kaum hervorzuheben, daß es Ausnahmen von der Zahl der einzelnen Zellschichten gibt, daß zum Beispiel das Köpfchen manchmal aus drei oder aus fünf Etagen besteht.

Einige weitere Gossypien.

Außer vorstehender Spezies wurden noch die Nektarien von *Gossypium Davidsonii* Kellogg. (Westl. Nordamerika), *Gossypium herbaceum* Linn. (Trop. Asien), *Gossypium microcarpum* Tod. (Mexiko) untersucht. Bei allen diesen Arten ähneln sich die Drüsen außerordentlich und lassen keine erheblichen Abweichungen von *Gossypium brasiliense* erkennen. Wie bei den einzelnen Individuen die Gestalt des ganzen Nektariums sehr variiert, besonders durch mannigfache Emergenzen oft das verschiedenste Aussehen erhält (Fig. 13 *em*), so kann auch die Form der Trichome bei derselben Spezies wechseln. Im folgenden seien einige kleinere, jedoch keineswegs immer vorhandene, und demnach natürlich durchaus nicht durchgreifende Unterschiede gegen *Gossypium brasiliense* genannt.

Die Trichome von *Gossypium Davidsonii* sind meistens kleiner und besitzen im allgemeinen weniger Basalzellen, in der Regel etwa drei, bisweilen auch nur eine.

Bei *Gossypium herbaceum* stehen auf der gleichen Fläche verhältnismäßig mehr Drüsenhaare; sie haben demgemäß meist polygonal gestaltete Köpfchen, die, wie besonders Flächenschnitte erkennen lassen, dicht aneinander grenzen.

Bei allen diesen Arten ist die Anordnung der Köpfchenzellen in drei bis vier Etagen bisweilen deutlich ausgeprägt. Man darf somit bei allen — für *Gossypium herbaceum* kann ich es bestätigen — auf die gleiche Entwicklung schließen, wie sie für *Gossypium brasiliense* angegeben wurde.

Tecoma radicans Juss. — Nordamerika.

Aus der Literatur sind mir zwei Angaben über die Anatomie der bei obengenannter Pflanze vorkommenden extrafloralen Nektarien bekannt geworden, die eine von Poulsen[1]), die andere von Morini[2]) herrührend. Da jedoch beide Autoren manche wesentlichen Gesichtspunkte nicht in Betracht gezogen haben und beide nur eine recht knapp gehaltene Beschreibung geben, so will ich meine eigenen Untersuchungen im folgenden mitteilen.

Die von mir studierten extrafloralen Nektarien — nach Delpino[3]) hat diese Pflanze fünferlei nektarabsondernde Drüsen — finden sich in größerer Zahl (bis etwa zwanzig) auf der Oberseite des Blattstieles und zwar im unteren Viertel desselben da, wo die beiden Flügel leistenartig an ihm herablaufen. Sie erscheinen mit bloßem Auge betrachtet als kleine in der Richtung des Blattstieles verlängerte Grübchen, die von einem etwas hervorragenden Gewebewulst rings umgeben werden.

---

[1]) l. c. p. 261.
[2]) l. c. p. 355.
[3]) Zitiert nach Just. Bot. Jahresber. 1902. p. 443.

An warmen Tagen fand ich öfter, besonders reichlich beim Austreiben der Pflanze, an den eben genannten Stellen kleine Tröpfchen ausgeschieden, die mit Fehlings Lösung zum Sieden erhitzt Kupferoxydul ausfällten.

a) Sezernierendes Nektarium.

Ein Schnitt durch ein solches Grübchen zeigt am Grunde einer flachen Einsenkung ein napfförmig gestaltetes Gebilde, das passend mit einer Trinkschale zu vergleichen ist, die auf zwei Seiten etwas zusammengepreßt, also ellipsoidisch begrenzt ist; diese Schüssel ist als sezernierender Teil eines einzigen Trichoms aufzufassen.

Die Fußzellen des Drüsenhaares sind in flach konkaver Schicht angeordnet und weichen von der angrenzenden Epidermis, deren Fortsetzung sie bilden, durch ihr geringeres Volumen ab.

Auf diese Basalschicht folgen die Stielzellen — etwa achtzig bis neunzig —, meist kubisch geformt. Ihre Radialwände sind stark verdickt und werden mit Chlorzinkjod gelbbraun; letzteres ist auch manchmal an einigen Tangentialwänden der Fall. Auf mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten bleibt diese Schicht farblos. Das nach außen daranschließende Köpfchen oder der sezernierende Teil besteht in der Regel aus einer Schicht sehr zartwandiger, ungemein zahlreicher — zweitausend ist wohl nicht zu viel gesagt — Palissadenzellen, deren Anordnung an den verschiedenen Stellen der Schüssel wechselt. Sie sind im großen und ganzen radial ungefähr gegen die Mitte des schüsselförmigen Hohlraums hin geordnet. Soweit sie direkt auf den Stielzellen fußen, sind sie senkrecht zur Oberfläche der konkaven Basalschicht orientiert, mit Ausnahme der drei äußersten peripheren an die inneren Seitenwände der Grube grenzenden Schichten, die auf Schnitten entweder eine fächerartige Ausbiegung nach außen erkennen lassen oder keilförmig eingesetzt erscheinen und zwar mit der Spitze auf den Hohlraum zu gerichtet (Fig. 14, k_1, k_2).

Über dieser letzteren Zone liegt der nach innen etwas übergewölbte periphere Außenrand der Schale, etwa drei bis acht Zelllagen umfassend, deren unterste Schicht tangential gerichtete Längswände zeigt, während die übrigen Zellen, je weiter nach außen, desto mehr nach unten gerichtet sind und gleichzeitig kürzer werden (Fig. 14, *r*).

Über das Trichom geht eine derbe Cuticula hinweg, die — besonders tief am Außenrand des Köpfchens — zahnartig zwischen die einzelnen Palissadenzellen eingreift[1]) und in der Mitte des Köpfchens oft blasenartig emporgehoben erscheint.

---

[1]) Das gleiche ist bei der sezernierenden Oberfläche der Nektarien von *Acacia lophantha* und *Turnera angustifolia* der Fall.

An den Fuß des eben geschilderten Haargebildes schließt nach innen zu ein Gewebe an, dessen Zellen in mancher Beziehung von ihrer Umgebung abweichen, jedoch weniger durch Form und Inhalt als durch ihre Anordnung. Den Ausdruck „Drüsengewebe“ möchte ich auch in diesem Falle vermeiden, und nenne es daher einfach zuleitendes Gewebe (Fig. 14, *h*). Die wahre Gestalt dieses Gewebes ist nur aus der Kombination von Quer-, Längs- und Flächenschnitten zu ersehen.

Unter dem Trichom liegen etwa vier Zellschichten, deren Elemente durch etwas dichteren Inhalt, geringeres Volumen und lückenloses Aneinanderschließen von ihrer Umgebung abweichen. Die an den Außenrand des Fußes ansetzenden Zellen erscheinen auf Querschnitten radial auf das Trichom angeordnet; auch in der Längsrichtung sind die Rindenzellen des Blattstieles etwa ein- bis zweimal so weit, als der Fuß des Trichoms reicht, auf die Drüse zu gestreckt. An dieses zuleitende Gewebe gehen reichlich Gefäßbündelendigungen heran, die zum größten Teil Abzweigungen der beiden außerhalb des zentralen Bündelringes liegenden Stränge der Flügel sind, manchmal aber auch aus dem zylindrischen Zentralring selbst entspringen.

Wird ein Blattstiel, dessen Nektarien sezernieren, mit Kaliumbichromat injiziert, so lassen nicht allein die einzelnen Teile des Trichoms einen reichen Gerbstoffgehalt erkennen, sondern auch das zuleitende Gewebe hebt sich, strahlenförmig vom Fuß der Schüssel ausgehend, durch die in ihm reichlich vorhandenen, dunkel ausgefällten Gerbstoffmassen von der an Gerbstoff weniger reichen Umgebung ab.

Der Bau des Trichoms kann in Einzelheiten beträchtlich variieren: Es kommen zum Beispiel nicht nur öfter zwei Stielschichten, zwei Palissadenschichten, sondern auch nicht selten Übergänge vor in der Weise, daß diese zwischen Stiel und Köpfchen liegende dritte Schicht zum teil aus Palissaden-, zum teil aus isodiametrischen Zellen mit verdickten Radialwänden besteht.

b) Entwicklungsgeschichte.

In morphologisch-entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht ist das Nektarium ein epidermales Gebilde, ein Trichom.

Die ersten Stadien sind insofern nicht ganz leicht zu finden, als der junge Blattstiel an gleichen Stellen mit anderen Drüsenhaaren dicht besetzt ist, die den jungen Zuständen des Nektariums täuschend ähneln. Diese kleineren Trichome entwickeln sich sehr früh und sind z. t. schon ausgebildet, wenn die Nektarien sich anzulegen beginnen; sie finden sich sehr zahlreich auch an der jungen Sproßachse, der Blattober- und -unterseite.

Die Entwicklung des Nektariums wird dadurch eingeleitet, daß eine Epidermzelle sich vorwölbt und dann bald in drei Teile gliedert, den Fuß, den Stiel und das kugelförmig darauf sitzende Köpfchen. Durch lebhafte Radialteilungen erreichen die einzelnen Teile allmählich ihre definitive Gestalt und Größe. Das Entstehen des äußeren oft nach innen übergreifenden Randes des sezernierenden Köpfchens dürfte auf ein hier vorhandenes stärkeres Wachstum zurückzuführen sein. Die Radialwände der Stielzellen bleiben mit Hämatoxylin schon farblos — die Zeit kann jedoch sehr variieren —, wenn das zuleitende Gewebe als solches noch nicht differenziert ist. In diesem Stadium sind die primären Gefäße im zentralen Ring des Petiolus bereits angelegt, an den Stellen der späteren zuführenden Gefäßbündel befinden sich noch zarte Prokambien, und die Drüse selbst ragt als ein in der Mitte vertieftes Näpfchen über die angrenzende Epidermis hervor.

Daß sie nach abgeschlossenem Entwicklungsgang in einer grubigen Vertiefung liegt, scheint mir ebenso leicht mechanisch erklärt werden zu können, als die spätere radiale Anordnung des Zuleitungsgewebes: nämlich meines Erachtens kommt die radiäre Streckung vor allem beim Längenwachstum des Blattstieles, die Einsenkung dagegen beim gleichzeitigen Dickenwachstum des Petiolus dadurch zustande, daß die Zellen im Bereich des Nektariums sich passiv verhalten, indem sie klein bleiben und sich am allgemeinen Wachstum nicht beteiligen.

Ligustrum Regelianum Hort. Lemoine. — Japan.

a) Ausgebildetes Nektarium.

Die untersuchten Nektarien finden sich in größerer Anzahl — etwa zehn — auf der Blattunterseite und können sich, wenn sie dicht an der Mittelrippe liegen, öfter auch ein wenig auf letztere hin ausdehnen. Sie sind an der Basis der Lamina nicht selten dicht nebeneinander angehäuft und erscheinen im auffallenden Licht betrachtet als dunkelgrüne Punkte, oft glänzend durch das ausgeschiedene Sekret, das sich als zuckerhaltig erwies.

Das Nektarium liegt in einer flachen Einsenkung, der eine geringe Erhebung der Blattoberseite entspricht und besteht aus einem epidermalen sezernierenden Teil und einem darunter liegenden wohl differenzierten Drüsengewebe (Fig. 19).

Die Epidermis der Blattunterseite ist, soweit sich die flache Einsenkung erstreckt, in mehr oder minder zahlreiche — die Anzahl variiert beträchtlich, ich zählte fünfzehn bis sechzig Trichome — meist ungemein dicht nebeneinanderstehende Drüsenhaare umgestaltet, an denen man, wie in allen übrigen von mir untersuchten Fällen mit dergleichen Gebilden Fuß, Stiel und Kopf unterscheiden kann. Sämtliche Teile des einzelnen Trichoms sind reich an Plasma und enthalten einen relativ großen Kern. Die Epidermis der Blattunterseite ist am Rande des Nektariums senkrecht zur Blattfläche gestreckt bezw. zweischichtig und setzt sich in die Fußzellen der Drüse fort.

Bisweilen ist der aus drei bis fünf Zellen bestehende Basalteil des einzelnen Trichoms als solcher deutlich dadurch abgegrenzt, daß er sich etwas hervorwölbt und so einen Sockel für die auf ihm sitzende Stielzelle bildet.

Letztere ist in der Regel in der Einzahl vorhanden und in älteren Stadien auf den ersten Blick auffallend durch eine eigentümliche Verdickung ihrer Radialwände[1]) (Fig. 15, *r*). Vom Köpfchen an gerechnet nimmt die Membran zunächst allmählich an Dicke zu, springt dann bogenförmig in das Innere der Stielzelle vor, so einen Ringwulst bildend, der das Zelllumen beträchtlich einengt, und wird schließlich unmittelbar über der inneren Tangentialwand plötzlich wieder dünner[2]). Diese Verdickung kann sich auch auf die obere Außenseite der Fußzellen fortsetzen, ja zuweilen sogar zwischen die Basalteile der einzelnen Trichome zahnförmig eingreifen.

Stehen die Drüsenhaare, wie es fast stets der Fall ist, sehr dicht nebeneinander, so zeigen die beiden Verdickungsringe je zweier Stielzellen auf Querschnitten ein herzförmig erscheinendes Bild (Fig. 15); sind die einzelnen Trichome dagegen auseinandergerückt, so sieht man über die zwischen ihnen liegenden Basalzellen diese Verdickung merklich verdünnt, wie eine recht derbe Cuticula hinweggehen. Bei starker Vergrößerung — ich beobachtete es an mit Anilinblau tingierten Objekten — ist die Cuticula, die als zartes Häutchen das ganze Trichom bedeckt, auch außerhalb dieser Membran zu erkennen; demnach dürfte diese Radialwandverdickung, die mit Chlorzinkjod eine braune Färbung annimmt, stofflich mit der Cuticula nicht identisch sein.

Sind in einem Trichom zwei oder drei Stielzellen vorhanden, so ist ihre gemeinsame Radialwand bisweilen auch „verkorkt" und sehr schwach verdickt, jedoch meist gleichmäßig ohne den wulstförmigen Ring (cf. Fig. 16, *s*). Auf mit Hämatoxylin tingierten Schnitten bleibt die Radialwand farblos. Auf Querschnitten erscheint die Stielzelle konisch zugespitzt, in der Flächenansicht elliptisch; sie hat demnach räumlich die Gestalt eines mehr oder weniger deformierten an der Spitze meist abgerundeten Kegels.

Das sezernierende Köpfchen (Fig. 15, *k*, Fig. 17) wird von etwa 15 prismatischen Zellen gebildet, die in der Mitte kürzer sind als am Rande des Trichoms, wo sie oft helmartig über die Stielzelle hinübergreifen.

Soweit diese Sekretionsfläche reicht, ist an Stelle des sonst sehr lockeren Schwammparenchyms des Blattes ein Drüsengewebe vorhanden, das durch dichtes Aneinanderschließen und Plasmareichtum seiner Zellen wohl charakterisiert ist; die Elemente dieses Nektariumgewebes sind isodiametrisch, haben geringes Volumen und relativ großen Kern und gehen allmählich in das benachbarte Blattmesophyll über. An die dem Palissadengewebe der Blattoberseite zu gelegenen, durch kleine Intercellularen getrennten Drüsenzellen gehen Gefäßbündelendigungen heran. Das über dem Nektariumgewebe liegende Palissadenparenchym ist konzentrisch auf die Sekretionsfläche zu gerichtet. Diese Anordnung, die für die Stoffleitung sehr zweckmäßig sein mag, ist auf ein Nichtteilnehmen des Drüsengewebes am Flächenwachstum des Blattes zurückzuführen.

---

[1]) Diese Verdickung ist auch bei den am Rande stehenden Trichomen in gleicher Weise ausgebildet. Morini (l. c.), der sie für *Ligustrum lucidum* in seinen Figuren hier nicht angibt, dürfte sich geirrt haben.

[2]) Letzteres braucht nicht immer der Fall zu sein (Fig. 15).

b) Entwicklung.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, daß die einzelnen sezernierenden Gebilde Trichome sind, die aus je einer Epidermzelle entstehen.

Die Anlage der Drüsenhaare beginnt, wenn das Blatt noch durchaus meristematischen Charakter hat und das spätere Palissadengewebe von dem späteren Schwammparenchym noch nicht zu unterscheiden ist.

Eine Epidermzelle wölbt sich zunächst nach außen vor, teilt sich dann tangential in 2 Zellen, deren äußere die Teilung bald wiederholt, so daß nunmehr 3 übereinander liegende Zellen vorhanden sind (Fig. 18, Fig. 19). Durch Radialteilungen wird dann allmählich die äußere Zelle zum Köpfchen, die innere zum Fuß, während die mittlere gewöhnlich ungeteilt bleibt. Wenn nach Abschluß der Teilungen der Aufbau des Trichoms soweit vollendet ist, daß nunmehr die Feinheiten der Struktur ausgebildet werden, dann erzeugt die Stielzelle in kurzer Zeit die erwähnte interessante Wandverdickung.

Das unter der Sekretionsfläche liegende Drüsengewebe ist in jungen Stadien durch nichts, wenigstens in anatomischer Hinsicht, von dem umgebenden noch meristematischen Gewebe unterschieden und hebt sich erst später von dem Mesophyll dadurch ab, daß es im großen und ganzen auf dem während des jugendlichen Zustandes eingenommenen Umfang verharrt, ohne sich am Flächenwachstum aktiv zu beteiligen.

Auf beiden Seiten der ausgebildeten Lamina stehen vereinzelt — angelegt werden bedeutend mehr solche Trichome, jedoch zum größten Teil abgestoßen, sobald das junge Blatt zu assimilieren beginnt — in kleine Grübchen eingesenkte Drüsenhaare, die dieselbe Struktur haben wie die einzelnen Trichome des Nektariums, und zwar bis auf Einzelheiten ihnen täuschend ähneln, indem z. B. ihre Stielzelle gleichfalls die charakteristische Wandverdickung besitzt und mit Hämatoxylin farblos bleibt (Fig. 20). Ihr Köpfchen ist meist etwas kleiner und besteht aus etwa 8 Zellen, ihre Entwicklung, die zum Teil schon abgeschlossen ist, wenn das Nektarium sich anzulegen beginnt, stimmt mit der der nektarabsondernden Drüsenhaare überein, auch in der Hinsicht, daß in beiden Fällen die Trichome in jüngeren Stadien über die Epidermis hervorragen.

Die von mir außerdem untersuchten Nektarien von *Ligustrum vulgare* Linn. (Europa), *Syringa chinensis* Willd. (China), *Syringa persica* Linn. (Persien) zeigen keine erheblichen Abweichungen von dem vorstehend geschilderten Typus.

Polypodiaceen.

Die im folgenden genannten Farne sind nach Goebel¹), dem wir die genaue Kenntnis ihrer biologisch interessanten Einrichtungen verdanken, sämtlich humussammelnde Epiphyten. Die Nektarien einiger Arten sind außer von Goebel²) auch von Beccari³) erwähnt, der ihnen die Rolle zuschreibt, Ameisen anzulocken.

An den ersten Blättern bildeten die im Göttinger botanischen Garten mir zur Verfügung stehenden kultivierten Exemplare keine Nektarien aus. Die Angabe Beccaris⁴): „Sulle fronde sterili delle varie specie di Polypodium, affini al quercifolium, non ho osservato alcuno accenno di nettarii, analoghi a quelli esistenti nel Polypodium nectariferum“ ist mir unverständlich; soweit hier Spezies mit dimorphem Laub in Kultur sind, haben auch die Nischenblätter (fronde sterili) Nektarien.

Drynaria Linnaei Bory. — Altweltliche Tropen.

Da das hier kultivierte Exemplar während meiner Untersuchungen keine Nischenblätter bildete, so untersuchte ich nur die Nektarien der Fiederblätter. Die Nektarien sind am auffallendsten in den spitzen Winkeln zwischen der Blattmittelrippe und den Seitennerven erster Ordnung, wo sie bis 3 mm Durchmesser erreichen und als dunkelgrüne Flecken mit hellem Hof erscheinen; je nach der Größe des Blattes variiert auch die Zahl der Nektarien; ich zählte öfter ungefähr 20 derartige große Drüsen auf einem Blatt; außerdem sind auch sonst auf der Spreite reichlich Nektarien vorhanden, nur bedeutend kleiner, im übrigen aber gleich gebaut, wie die eben erwähnten größeren Drüsen.

Die ausgeschiedene süß schmeckende Flüssigkeit enthält, wie die Reaktion mit Fehling'scher Lösung zeigte, eine reduzierende Zuckerart. Die Sekretion war in den Göttinger Gewächshäusern von Anfang an sehr reichlich. Sobald das eingerollte Blatt sich an der Basis zu entfalten beginnt, sondern die an den herablaufenden Flügeln befindlichen Nektarien große Tropfen aus. Mit dem Heranwachsen des Blattes nimmt die Zahl der sezernierenden Drüsen zu; ich habe nie eine so reichliche und so lange dauernde Sekretion bei extrafloralen Nektarien gesehen, wie bei den hier genannten Polypodiaceen. So schieden an einem 14 Tage alten Blatt 10 Nektarien Flüssigkeit aus, und etwa 10 Tage später sezernierten auf demselben Fiederblatt gleichzeitig 15 größere und 25 kleinere Drüsen, und zwar kann ein und dasselbe Nektarium sowohl auf der Oberseite, als auch auf der Unterseite der Lamina Nektar ausscheiden. Dieser für extraflorale Nektarien bis jetzt nicht bekannte Typus findet seine Erklärung in den anatomischen Verhältnissen der Drüse.

---

¹) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen. I. p. 214 ff.

²) l. c. p. 219.

³) Beccari, Malesia. p. 243 ff.

⁴) Beccari, l. c. p. 246.

Auf einer Flächenansicht zeigt die Epidermis des Blattes in der Umgebung des Nektariums mancherlei Veränderungen: während die normalen Epidermzellen wellenartig gebogene Seitenwände haben, werden die Zellen, je näher der Drüse, desto geradwandiger und kleiner und lassen deutlich eine konzentrisch auf das Nektarium zu gerichtete Anordnung erkennen (Fig. 21, *ep*). Die Epidermzellen des Nektariums selbst sind klein und geradwandig. Auf der Blattunterseite nehmen die Spaltöffnungen nach dem Nektarium zu an Zahl ab, und statt ihrer sind in mehreren Zellen hufeisenförmige Antiklinen zu erkennen, die ich als die ersten Anlagen von Spaltöffnungen auffasse, was durch die Entwicklungsgeschichte zu beweisen sein würde; letztere habe ich in anbetracht des wertvollen Materials nicht untersucht, glaube sie jedoch voraussagen zu können.

An jungen Blättern sieht man die Epidermis genau so beschaffen, wie über dem sezernierenden Nektarium, nämlich kleinzellig, geradwandig, und als erste Anlage der Spaltöffnungen jene halbkreisförmigen Wände.

Somit habe ich allen Grund, anzunehmen, daß auch in diesem Fall das Nektariumgewebe auf jenem meristematischen Zustand verharren blieb, ohne weitere Zellteilungen einzugehen, während das Blatt weiter wuchs; durch ein derartiges Verhalten muß dann die erwähnte radiale Anordnung und Streckung der Zellen zustande kommen.

Die wenigen auf dem Nektarium befindlichen Spaltöffnungen sind anatomisch kaum von den luftatmenden verschieden; ihre Funktion jedoch dürfte eine andere sein, nämlich die der Nektarabsonderung („Saftventile" Behrens'[1].) An der Oberseite des Nektariums, die im allgemeinen weniger reichlich sezerniert, sind keine besonderen Austrittsöffnungen vorhanden; das Sekret dürfte in diesem Fall, wie es auch für die Wasserapparate einiger Farne und für nicht wenige Nektarien bekannt ist, die „kutikularisierte" Membran passieren.

Das Nektariumgewebe, das allmählich in das angrenzende Blattparenchym übergeht, durchsetzt, wie ein Querschnitt zeigt, das Blatt gleichmäßig und besteht aus kleinen, dünnwandigen, plasmareichen Zellen, die nur geringe Interzellularen zwischen sich lassen (bedeutend kleiner, als es im Nektarium von *Pteris aquilina* der Fall ist, cf. Fig. 22, *n*). An das Drüsengewebe gehen Gefäßbündelendigungen heran (Fig. 23, *g*).

Wie ein auf dem Stadium der Sekretion mit Kaliumbichromat behandeltes Blatt erkennen läßt, ist das Drüsengewebe enorm reich an Gerbstoff, der hier in Ballen kleiner, dunkler Kugeln niedergeschlagen ist — in gleicher Weise in der Stärkescheide der Gefäßbündel — und dem Nektarium so ein dunkleres Aussehen gibt; in dem anstoßenden Blattgewebe ist der Gerbstoff mehr gleichmäßig hell ausgefällt.

Eisenchlorid färbt das Drüsengewebe blauschwarz. Stärke fehlt im Nektarium, während sie sonst im Blatt reichlich vorhanden ist.

---

[1] Behrens, J. W., Die Nektarien der Blüten. (Flora. 1879.)

Drynaria quercifolia Bory. — Paläotrop. Region.

Diese Pflanze war nach Beccari[1]) schon den alten Autoren bekannt; über ihre Nischenblätter schreibt bereits Rumphius[2]) 1750: „radicem adeo obtegunt, ut vix dignosci possit, ipsorumque concava pars plerumque formicis repleta est.“

Die Nektarien dieser Art sind denen von *Drynaria Linnaei* gleich gebaut; sie kommen hier auch an denselben Stellen vor, wie bei *Drynaria Linnaei*, und außerdem findet sich meist noch in dem stumpfen Winkel zwischen der Blattmittelrippe und den Seitennerven erster Ordnung je 1 größeres Nektarium, sodaß der einzelne Fiederabschnitt 2 große und daneben noch etwa 12 kleinere Nektarien hat; an einem 75 cm langen Fiederblatt zählte ich 47 große und etwa 250 kleinere Nektarien; an einem 3 Wochen alten Blatt sonderten gleichzeitig 3 große Nektarien an der Unterseite und 11 kleinere an der Oberseite Nektar ab.

Außer bei diesen beiden Spezies schieden in den Göttinger Gewächshäusern die Nektarien von *Drynaria rigidula* J. Sm. und *Polypodium Meyenianum* Schott[3]) Nektar aus. Morphologisch gleiche Drüsen, die höchst wahrscheinlich auch Nektarien sind, fand ich außerdem bei *Polypodium Heracleum* Kze. und *Polypodium coronans* Wall. Bei allen diesen Arten sind die Nektarien ziemlich gleich gebaut; bei *Polypodium Heracleum* und *Polypodium Meyenianum* liegen die großen Drüsen hauptsächlich in dem stumpfen Winkel zwischen Blattmittelrippe und den Seitenrippen.

Acacia cornigera Willd. — Mexiko.

Diese für den Biologen so äußerst interessante Pflanze — von Delpino[4]) eine „specie formicarie piu segnalate“ genannt — ist in der Literatur schon öfter erwähnt und von Belt, Fritz Müller, Schimper[5]) u. a. näher studiert worden. Ihr extraflorales Nektarium jedoch hat merkwürdigerweise, soweit ich ermitteln konnte, bis jetzt noch keine anatomische Bearbeitung erfahren.

Morphologisch ist es längst bekannt und gehört zu den weitverbreiteten, oft zur Charakteristik benutzten „glandulae petiolares“ der alten Systematiker. Die Drüse befindet sich an der Oberseite des Blattstieles, etwa 3 mm über der Ansatzstelle der beiden bekannten Stipulardornen beginnend, und hat die Gestalt eines emporgehobenen langgestreckten Sattels, der an beiden Enden allmählich abfällt, sodaß das Nektarium auf der Längsansicht trapezoidisch aussieht (Fig. 24, *n*). Der Scheitel der Drüse wird von einer trogförmigen Längsfurche durchzogen — Delpinos[1]) „cratere compresso lineare" —, aus der ich öfter Nektar quellen sah, der nach Delpino[2]) von Ameisen reichlich aufgesucht wird. Das Nektarium ist das größte aller von mir gesehenen und scheint überhaupt eines der größten extrafloralen Nektarien zu sein, da der soeben erwähnte Forscher in seiner zitierten Monographie von ihm sagt: „poche piante hanno nettarii piu elaborati e vistosi". Ich fand an den im Göttinger botanischen Garten kultivierten Exemplaren Nektarien, deren Sekretionsfurche bis zu 13 mm lang war; als Durchschnittslänge des sezernierenden Gipfels ergab sich für die daselbst gezogenen Pflanzen 6 mm. Soweit die Drüse reicht, biegen die beiden Flügel, die die Blattspindel kontinuierlich begleiten, bogenförmig nach außen aus. Während die Stipulardornen an den zuletzt entwickelten Blättern nicht mehr kräftig ausgebildet wurden, war die Drüse auch an den Herbstblättern stets gleich üppig wie an den früheren gestaltet.

---

[1]) Beccari, l. c. p. 246.

[2]) ibidem.

[3]) Beccari, l. c. p. 247 sagt betr. *Polypodium Meyenianum* und *Polypodium Heracleum:* „Non ho osservato nettarii sopra le fronde delle due specie citate“, was ich mir nur damit erklären kann, daß er die Drüsen übersehen haben muß.

[4]) Delpino, Funzione mirmecofila nel regno vegetale. I. p. 268.

[5]) Schimper, A. F. W., Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Jena 1888.

a) Sezernierendes Nektarium.

Für die nachfolgende anatomische Darstellung möchte ich den Ausdruck „Nektarium" dahin präzisieren, daß darunter nur derjenige Teil der ganzen Prominenz verstanden werden soll, welcher drüsigen Charakter zeigt.

Die Gestalt dieses Nektariums ist auf Querschnitten durch den Blattstiel ungefähr flaschenförmig und am besten aus der beigegebenen Figur (Fig. 25) zu ersehen. Sie kann ziemlich variieren und zeigt nicht selten in der Höhe der beiden Flügel auf jeder Seite eine bogenförmige Ausbiegung nach außen hin (Fig. 26, *b*). Das Nektarium schiebt sich, was von außen nicht zu erkennen ist, an seinen beiden Längsenden noch eine kurze Strecke weit kegelförmig unter das Rindengewebe des Blattstieles (Fig. 27, *n*). Das Drüsengewebe ist im vorliegenden Fall nicht gerade durch die Kleinheit seiner Elemente ausgezeichnet — es besitzt die größten mir bekannt gewordenen Drüsenzellen —, wohl aber durch zarte Membranen, Plasmareichtum, große Kerne und fast lückenloses Aneinanderschließen der einzelnen Zellen charakterisiert. Im Zentrum des Nektargewebes befinden sich, durch größere Interzellularen abgegrenzt, unregelmäßig gestaltete, meist isodiametrische, abgerundete Elemente, an einigen Stellen auch sklerenchymatisch verdickte Zellen, deren Wandungen später reich mit Poren versehen sind und mit Phloroglucin und Salzsäure rot, mit Chlorzinkjod gelb werden, also verholzt erscheinen (Fig. 25, *m*).

Um dieses zentrale Gewebe herum liegen die eigentlichen Drüsenzellen radiär angeordnet und zwar je nach der Richtung der Stoffwanderung palissadenartig gestreckt, dem Prinzip der Stoffleitung auf kürzestem Wege gemäß. Diese Anordnung tritt am deutlichsten an den äußersten peripheren Schichten (Fig. 25, *n*; Fig. 28, *n*) des Nektariums hervor.

---

[1]) l. c.
[2]) ibidem.

Dem Scheitel der Drüse fehlt eine Epidermis im physiologisch-anatomischen Sinne (Fig. 29, *S*). Die Außenzellen der sezernierenden Medianfurche sind rundlich[1]), bedeutend dünnwandiger und kleiner als die auf beiden Seiten der Drüsenmündung befindlichen Zellen. Letztere haben sehr stark verdickte und kutinisierte Membranen; gleiches gilt auch noch für drei weitere tiefer gelegene Zellschichten (Fig. 29, *l*).

Das ganze Nektarium wird ringsum — den Scheitel ausgenommen — von ein bis drei Zellschichten umscheidet, die sich scharf von dem umgebenden Gewebe abgrenzen, in frischen Schnitten grünlich erscheinen und mit Eisenchlorid am schnellsten und am tiefsten schwarz werden. Sehr deutlich treten sie auf mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten hervor; während das Drüsengewebe selbst durch die stark gefärbten Membranen bläulich erscheint, bleiben sie vollkommen farblos. Ihre Zellen stoßen dicht aneinander, haben polyedrische Form und zeigen reichliche Granulationen (Chlorophyll) im Plasma. Die innerste, unmittelbar an die palissadenartig gestreckten Drüsenzellen grenzende Schicht dieser Zelllagen hat ziemlich zarte Wände, die mit Hämatoxylin farblos bleiben, mit Chlorzinkjod gelb und mit Phloroglucin und Salzsäure blaßrot werden, also „verholzt" sind; und zwar sind sowohl die Radialwände als auch die Tangentialwände verholzt (Fig. 25, *s*; Fig. 28, *s*). Bisweilen scheint es, als ob hie und da die Verholzung an den Tangentialwänden schwächer wäre.

Das Nektarium wird durch Gefäßbündel, und zwar besonders Phloemelemente, innerviert; sie endigen mit Zellen, die wohl den „Übergangszellen" A. Fischers an die Seite zu stellen sind. Daß die Scheide gerade an dergleichen Stellen (Fig. 28, *s*), wo ein inniges Aneinanderschließen der einzelnen Elemente stattfindet, die Reaktion auf „verholzte" Membranen zeigt, scheint mir ein sicheres Zeichen dafür zu sein, daß sie trotzdem für gelöste Stoffe leicht durchgänglich sein muß, wie denn überhaupt ihr Plasmareichtum schon darauf hindeutet, daß sie nicht nur als mechanischer Teil fungiert, sondern auch eine wesentliche aktive Arbeitsbestimmung hat.

Die eben erwähnten Gefäßbündel entspringen, soweit sie am Fuß (Fig. 25, *f*) der Drüse endigen, wohl nur aus dem Phloemteil der beiden an das Nektarium grenzenden Stränge der Hauptgefäßbündelmasse; die an den beiden Seitenwänden der Drüse endigenden zuleitenden Elemente nehmen ihren Ursprung meist ebenfalls aus den eben genannten Strängen, bisweilen (z. B. in dem Fig 26 gezeichneten Falle) jedoch aus denen der Nebengefäßbündel. Diese Gefäßbündel an den Seitenwänden des Nektariums bestehen aus dreierlei Gewebe: zum größten Teil, und zwar an der Innenseite, aus Phloemelementen, in der Mitte aus spiralig verdickten Tracheiden und an der Außenseite aus sklerenchymatisch verdickten Elementen. Sie bilden nicht etwa eine kontinuierliche Platte zu jeder Seite der drüsigen Emergenz, sondern in regelmäßigen Abständen gehen an jeder Seite der Prominenz etwa 30 Gefäßbündelstränge empor, die aus der Hauptbündelmasse bezw. den Gefäßbündeln der Flügel entspringen (Fig. 30); sie breiten sich fächerförmig aus und endigen in feiner Verteilung. Durch die so erreichte Flächenvergrößerung ermöglichen sie eine erhöhte und mehr gleichmäßige Stoffleitung.

---

[1]) Genau gleich sehen die Sekretionszellen des Nektariums von *Acacia neriifolia* aus, das eine grubenförmige Vertiefung des Phyllodiums bildet.

Das sezernierende Nektarium ist so enorm reich an Gerbstoff, daß es auf mit Kaliumbichromat behandelten Blattstielen schon makroskopisch durch dunkle Färbung scharf hervortritt. Im Bereich des Drüsengewebes lassen sich 3 Gerbstoffzonen unterscheiden: in der Mitte ist der Gerbstoff in Form großer dunkelbrauner Ballen ausgefällt, dann folgen die 2 bis 5 Schichten langgestreckter Palissadenzellen mit heller tingierten, kleineren Gerbstoffkugeln (sehr oft sieht man in diesen Zellen je einen großen Gerbstoffballen an beiden Enden und dazwischen perlschnurartig eine oder zwei Reihen kleinerer Gerbstoffkugeln); in der farblosen Schicht wiederum ist der Gerbstoff so ausgefällt wie im Zentrum. Vorstehende Angaben gelten aber nur in großen Zügen; es kommen auch im Zentrum und in den farblosen Schichten öfter kleine Gerbstoffkugeln vor.

Gerbstoff findet sich außerdem in der Epidermis, den hypodermalen Schichten des Rindengewebes, ab und zu auch im Phloem und sehr spärlich im Mark. Die zuleitenden Gefäßbündelelemente an den Seiten des Nektariums sind gerbstofffrei.

Eisenchlorid zeigt die gleiche Verteilung der Gerbstoffe an, wie Kaliumbichromat.

Wurden Schnitte mit Fehling'scher Lösung zum Sieden erhitzt, so fand keine Reduktion zu Kupferoxydul statt, wohl aber fiel der Gerbstoff dunkelbraun aus.

Stärke fehlt im Drüsengewebe.

b) Entwicklungsgeschichte.

Das extraflorale Nektarium von *Acacia cornigera* geht nicht allein aus dem Dermatogen hervor, sondern es beteiligen sich zum großen Teil die periblematischen Elemente des Rindengewebes an seinem Aufbau; es bildet sich allmählich als Teil einer Emergenz heraus.

Der erste von mir beobachtete Entwicklungszustand der ganzen Emergenz, aus der sich später das Nektarium herausdifferenziert, ist ein kleiner ellipsoidischer, in der Mitte 3 Schichten dicker Zellhöcker, der am Grunde zwischen 2 kräftigen nach außen vorgewölbten Gewebeleisten, den späteren Flügeln, liegt. In diesem Stadium hat das sämtliche Gewebe des Blattstieles noch durchaus den Charakter eines Meristems; in der Hauptbündelmasse sind die Prokambiumstränge gerade angelegt, die der beiden Flügel sind noch nicht angedeutet. Fertig ausgebildet sind dagegen schon jetzt keulenförmige Trichome, die aus der Epidermis der beiden seitlichen Gewebeleisten entspringen und reich an Gerbstoff sind. Diese Haare (cf. Fig. 31, *t*) stehen besonders zahlreich auf der Innenseite der beiden Flügel und legen sich an der Einbuchtung oft übereinander, indem sie ersichtlich eine Schutzeinrichtung für die junge Emergenz bilden.

Wenn die Prokambien der Flügel erkennbar werden und eben die primären Gefäße im Hauptholzkörper ausgebildet werden, besteht die junge Prominenz in ihrem mittleren Teil aus etwa 12 Zellschichten (Fig. 31, *em*). Auf diesem Stadium wird der Fuß (Fig. 25, *f*, Fig. 31, *f*) des späteren Nektariums durch 2 bis 4 Zellschichten von den Prokambiumsträngen der Hauptgefäßbündelmasse getrennt, die Epidermis ist jetzt auch am Scheitel noch deutlich erkennbar, späterhin ist sie weniger abgegrenzt, da sie sich durch Periklinen unregelmäßig teilt (Fig. 31, *ep*).

Im weiteren Entwicklungsgang bleibt die Emergenz zunächst in ihrem Wachstum merklich hinter dem der beiden Flügel zurück und vergrößert sich bis zur Anlage der primären Gefäße. der Flügel nur sehr langsam (Fig. 32, *em*). Von da ab beginnt jedoch ein kräftiges akropetales Anwachsen der Emergenz, die sich durch lebhafte Teilungen in radialer Richtung streckt und bald in der Mitte des Scheitels eine kleine Einbuchtung — die spätere nektarausscheidende Furche — erhält dadurch, daß das Wachstum der medianen Zone den Zellen des peripheren Randes gegenüber zurückbleibt. So wächst die Prominenz alsbald bis zur Höhe der beiden Flügel empor.

Während bis dahin die ganze Emergenz aus gleichförmigen meristematischen Zellen bestand, beginnt nun allmählich das Nektarium sich herauszudifferenzieren. Aus dem primären Meristem bilden sich nach und nach zu beiden Seiten des mittleren Teiles, der definitiven Form entsprechend, in der Längsrichtung der Drüse gestreckte Initialstränge aus, die mit der fortschreitenden Gewebedifferenzierung um so deutlicher werden, als ihre Elemente sich wesentlich nur in der Längsrichtung teilen, während die Nachbarzellen durch Querteilungen mehr isodiametrische Form behalten. Aus diesen Prokambien entstehen dann in gewöhnlicher Weise die Gefäßbündelelemente zu beiden Seiten des Nektariums; für den Fuß der Drüse gilt das gleiche.

Durch intensives Wachstum drängt die Emergenz die Flügel schließlich an die Seite; der Fuß des Nektariums bleibt während der ganzen Entwicklung ziemlich unverändert, die charakteristische Anordung der Drüsenzellen kommt erst sehr spät zustande.

Der Gerbstoff tritt bereits in dem noch durchaus meristematischen Stadium (Fig. 31, *g*) auf; er ist zuerst in Form kleiner lichtbrechender Körnchen in den Epidermzellen des späteren Nektariums sichtbar und entsteht hier allem Anschein nach durch chemische Umsetzungen im Plasma. Vom Scheitel aus schreitet die Bildung des Gerbstoffes allmählich gegen die Basis fort, und zwar erscheinen zunächst etwa vier mediane Zellreihen — das spätere Drüsenzentrum — mit Gerbstoff angefüllt. Dann beginnt auch, wiederum vom Scheitel anfangend, in dem übrigen Gewebe die Gerbstoffbildung. Bald treten die kleinen Kügelchen zu größeren zusammen, und sobald die Drüse etwa gleiche Höhe mit den Flügeln erreicht hat, sind bereits etwa 3 bis 5 größere Gerbstoffballen in den einzelnen Zellen vorhanden, am größten da, wo der Gerbstoff zuerst auftrat.

Es sei hier bemerkt, daß in frühen Stadien der Gerbstoff durch Alkohol nicht ausgezogen wurde, während dies in sezernierenden Nektarien der Fall war.

III. Zusammenfassung und Kritik.

Nachdem im vorhergehenden eine Anzahl extrafloraler Nektarien entwicklungsgeschichtlich-anatomisch getrennt behandelt worden sind, will ich nunmehr versuchen, die bis jetzt gefundenen Ergebnisse zusammenzufassen. Dabei werde ich ab und zu auch einige andere im vorigen ausführenden Teil nicht erwähnte extraflorale Nektarien, deren Bearbeitung noch nicht abgeschlossen ist, mit in Betracht ziehen.

1. Verbreitung der extrafloralen Nektarien; Drüsengewebe, sezernierende Epidermis, Gefässbündel.

Zunächst bestätigten auch die von mir untersuchten Objekte, daß bei extrafloralen Nektarien in vielen Punkten eine große Mannigfaltigkeit, dann aber wiederum manches gemeinsame zu konstatieren ist.

Einerseits kann bei verschiedenen Familien dieselbe Drüsenform wiederkehren, z. B. bei *Polygonaceen* und *Malvaceen*, bei *Verbenaceen (Clerodendron)* und *Bignoniaceen*; andererseits können in derselben Familie verschieden gestaltete Nektarien auftreten z. B. bei den *Leguminosen*; ja sogar in derselben Gattung können die Nektarien entweder beträchtliche Abweichungen zwischen den einzelnen Spezies zeigen z. B. bei *Acacia, Passiflora,* oder manchen Arten ganz fehlen, z. B. *Vicia*. In morphologisch-entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht sind die extrafloralen Nektarien sehr ungleich, entweder reine Dermatogenprodukte (z. B. *Polygonaceen*) oder aus dem Periblem genetisch herzuleiten (z. B. *Acacia cornigera, Ricinus, Prunus*[1]*), Sambucus)*.

W. J. Behrens[2]) gibt an, daß die Nektarien der Blüten immer aus mehreren Teilen bestehen: „der eine, wichtigste, findet sich bei allen Nektarien und ist im Vorhergehenden mit dem Namen Nektariumgewebe bezeichnet worden.“ Für extraflorale Nektarien gilt dieser Satz nicht, da zum Beispiel den *Polygonaceen* ein Drüsengewebe fehlt.

---

[1]) Reinke, l. c. p. 127.

[2]) l. c. p. 371.

Die Angabe Morinis[1]): „L'estensione del parenchima è in rapporto inverso col grado di sviluppo e di differenziazione dell' epidermide“ ist unrichtig, wie zum Beispiel ein Vergleich zwischen *Muehlenbeckia*, *Drynaria* und *Ligustrum* zeigt. Es scheinen sich nach unseren jetzigen Kenntnissen keine Regeln für eine derartige Beziehung aufstellen zu lassen.

Die im speziellen Teil dieser Arbeit behandelten Fälle waren in einer kontinuierlich fortlaufenden Reihe angeordnet, der Ausbildung eines Drüsengewebes entsprechend. Sie begann mit Nektarien, die nur aus einer Gruppe besonders modifizierter Epidermzellen (Drüsenhaare) bestehen, also typische Hautdrüsen sind: *Polygonaceen*.

Darauf folgten Nektarien, deren sezernierender Teil gleichfalls Trichome sind, die, sämtlich nach einem Prinzip gebaut, bei den verschiedenen Arten in Einzelheiten variieren.

Bei *Gossypium* ist ein subglandulares Gewebe vorhanden, das schon etwas von dem umgebenden Parenchym abweicht, bei *Tecoma* ist ein derartiges Gewebe noch schärfer ausgeprägt und gehört physiologisch sicher zum Nektarium. Bei *Ligustrum* dagegen besteht das Nektarium nicht nur aus „pili glandulosi“ sondern es besitzt darunter außerdem ein wohl differenziertes Drüsengewebe, das allmählich in das umgebende Mesophyll übergeht.

Die beiden anderen Objekte, *Polypodiaceen* und *Acacia cornigera* haben Nektarien, die einen gut ausgebildeten Drüsenkörper besitzen, der bei den Farnen allmählich in das benachbarte Mesophyll übergeht, bei *Acacia* dagegen scharf begrenzt ist. Ein besonderer sezernierender Teil fehlt in diesen zwei Fällen.

Sehr häufig besteht die sezernierende Oberfläche der extrafloralen Nektarien aus Palissadenzellen oder doch aus prismatisch gestreckten Zellen; ich beobachtete dergleichen außer den im speziellen Teil angeführten Fällen bei *Cassia arborescens* Mill., *C. marylandica* Linn., *Clerodendron fragrans* Willd., *Cl. ixoriflorum* Hassk., *Hippomane Mancinella* Linn., *Hura crepitans* Linn., *Modecca lobata* Jacq., *Momordica cochinchinensis* Spreng., *Passiflora coerulea* Linn., *Passiflora edulis* Sims., *Populus alba* Linn., *P. candicans* Ait. Hort. Kew, *P. monilifera* Ait. Hort. Kew, *P. tremula* Linn., *Prunus Armeniaca* Linn., *P. avium* Linn., *P. Laurocerasus* Linn., *P. Padus* Linn., *Turnera angustifolia* Mill. Daß solche Zellform für die vorliegende Funktion zweckmäßig ist, indem hierdurch die Oberfläche vergrößert wird, leuchtet ohne weiteres ein. Wir haben hier wieder ein Beispiel dafür, daß der Bau eines Gewebes seiner Leistung entspricht.

Stadler[2]) fand für die Nektarien der Blüten, „daß die Vasalien einen integrierenden, nie fehlenden Bestandteil, wenn auch nicht des Nektariumgewebes, so doch des Nektariumbodens bilden“. Nach meinen Beobachtungen werden auch extraflorale Nektarien sehr oft von Gefäßbündelendigungen innerviert, und nicht selten (z. B. *Acacia cornigera*, *Tecoma radicans*) machen die Gefäßbündel im Bereich der Drüse Abweichungen vom normalen Verlauf, wie es Stadler auch für florale Nektarien öfter angibt. Bei *Polygonaceen* und *Gossypien* jedoch findet keine besondere Innervation der Nektarien statt; man kann hier vielleicht die Lage derselben im Rindengewebe, das ja auch Kohlehydrate leitet, für das Fehlen der Gefäßbündel geltend machen.

---

[1]) l. c. p. 369.

[2]) Stadler, Beiträge zur Kenntnis der Nektarien und Biologie der Blüten. Diss. Zürich 1886. p. 69.

2. Lageverhältnisse, meristematischer Charakter des Nektariumgewebes.

Die Entwicklungsgeschichte zeigte, daß Lage und Gestalt der Drüse in jugendlichen Stadien bisweilen nicht unerheblich von den definitiven Verhältnissen abweichen.

Ein durch aktives Wachstum zustande gekommenes Einsenken des Drüsenkörpers, wie es Correns[1]) für *Dioscorea* und Zimmermann[2]) für *Fagraea* angeben, habe ich bei den von mir entwicklungsgeschichtlich untersuchten Nektarien nicht beobachtet; wenn die ausgebildete Drüse unter dem Niveau der umgebenden Epidermis liegt, so wies vielmehr die Entwicklungsgeschichte nach, daß die definitive Lage durch Überwallung seitens des Nachbargewebes zustande kommt[3]).

Bei den betreffenden Objekten, wächst in den ersten Stadien die junge Drüse stets zunächst aktiv eine Strecke über das umgebende Niveau empor, vollendet dann meist im großen und ganzen ihren Aufbau, bis das sie tragende Organ sich zu strecken beginnt. Von da ab verhalten sich die Drüsen passiv, sie bleiben auf dem embryonalen Zustand verharren, ohne an der Vermehrung und Vergrößerung der Nachbarzellen teilzunehmen. Auf solche Weise kann dann bei dem späteren Längen- und Dickenwachstum des betreffenden vegetativen Teiles durch das inaktive Verhalten des zur Drüse gehörenden Zellkomplexes einmal eine Erhebung des Nachbargewebes und dann eine konzentrisch auf die Drüse zu gerichtete Streckung der Zellen desselben erfolgen. Auf derartige Wachstumsvorgänge sind mechanisch zurückzuführen z. B. die eingesenkte Lage der Nektarien bei *Gossypium* und *Polygonaceen*, die Streckung des Nachbargewebes bei *Tecoma*. Auch die strahlenförmige Gruppierung der Epidermzellen bei den Farnnektarien ist so durch ein Nichtbeteiligen des Nektariums am Flächenwachstum der Lamina erklärbar.

Man kann demnach manche extraflorale Nektarien, wie z. B. die der *Polypodiaceen*, als Hemmungsbildungen in gewissem Sinne bezeichnen, indem an diesen Stellen des Blattes das Gewebe auf dem embryonalen Zustand verharrt (gerade Epidermiswände, unausgebildete Spaltöffnungen) und meristematisch bleibt, nur mit dem Unterschied, daß es keine Teilungen mehr eingeht.

---

[1]) l. c. p. 669.

[2]) Zimmermann, Über extranuptiale Nektarien einiger *Fagraea*-Arten. (Ann. d. j. bot. de Buitenzorg. Bd. 18. 1902. p. 5.)

[3]) cf. Ewart, On the leaf-glands of *Ipomoea paniculata*. (Annals of Botany. Vol. 9. 1895. p. 280.)

Für das Drüsengewebe von *Ligustrum* gilt ein gleiches. Denn wie die Entwicklung lehrt, ist auch hier zunächst kein anatomischer Unterschied zwischen dem späteren Nektariumgewebe und dem noch meristematischen späteren Mesophyll zu konstatieren, selbst dann noch nicht, wenn die Epidermis bereits zu Trichomen umgestaltet wird; bei der Entfaltung des jungen Blattes bleibt das Gewebe über den Drüsenhaaren so, wie bisher das übrige Mesophyll war, nämlich kleinzellig und ohne nennenswerte Interzellularen.

Ein intensives aktives Wachstum hingegen besitzt das Nektarium von *Acacia cornigera,* das, an der Basis im großen und ganzen ziemlich unverändert bleibend, sich allmählich immer mehr hervorschiebt und schließlich die Flügel des Blattstieles an die Seite drängt.

3. **Verdickter und „verkorkter“ Stielteil der nektarausscheidenden Trichome.**

Bei den von mir untersuchten Nektarien, die mittels Drüsenhaaren sezernieren, lassen sich stets drei Teile an dem einzelnen Trichom unterscheiden: der Fuß, der Stiel und das sezernierende Köpfchen. Eine vergleichende Betrachtung zeigt, daß, wenn auch Gestalt und Ausdehnung der Trichome bei den verschiedenen Familien, Gattungen und Arten erheblich differieren, doch bei allen dasselbe Bauprinzip wiederkehrt, besonders auffallend in der Beschaffenheit des Stieles. Bei sämtlichen von mir untersuchten derartigen Nektarien sind die Radialmembranen des Stieles verdickt und bleiben auf mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten farblos. Dasselbe ist bei *Vicia amphicarpa* Dorthes, *V. Faba* Linn. und *V. sepium* Linn. der Fall. Der Inhalt der Stielzelle zeigt meist reichliche Granulationen.

Die Entwicklungsgeschichte belehrte mich, daß dergleichen in jungen Stadien nicht zu konstatieren ist und diese Umgestaltung und Veränderung erst kurz vor Beginn der Sekretion eintritt, nachdem in dem Zellkomplex der Drüse die abschließenden Teilungen geschehen sind. Bei *Tecoma* scheint dafür keine so strenge Gesetzmäßigkeit zu herrschen, da ich hier öfter beobachtete, daß schon in bedeutend früheren Stadien die Stielzellen nach Inhalt und Membran von ihrer Umgebung abweichen. Diese chemische und physikalische Veränderung der Stielmembran tritt zunächst in den Radialwänden auf, die mit Chlorzinkjod jetzt eine gelbbraune Färbung annehmen; man dürfte sie demnach als „verkorkt“ bezeichnen, wenn man diesen Ausdruck, der ja bekanntlich bis jetzt immer noch nur ein Sammelname für verschieden metamorphosierte Zellmembranen[1]) ist, überhaupt anwenden will.

---

[1]) cf. Czapek, Biochemie. I. p. 572.

Was die Aufgabe dieser so auffallend gefestigten Zelle bezw. Zellschicht anlangt, so könnte man einmal vermuten, daß sie, wie es Haberlandt[1]) für die Stielzelle der Hydathoden annimmt, „gewissermaßen den mechanischen Apparat des ganzen Organs repräsentiert, indem ihre oft stark verdickten und fast immer ausgiebig cutinisierten Seitenwände einen festen Ring bilden, der die Aus- und Eintrittsöffnung für das Wasser stets gleich weit erhält.“ Dann dürfte man ihr vielleicht auch eine schützende Rolle gegen die Druckspannungen, die während der Sekretion im Drüsenhaar herrschen müssen, zuschreiben. Schließlich scheint bisweilen auch von den dem Fuß zu gelegenen Stellen aus die Verkorkung auf die Tangentialwände der Basalzellen überzugreifen. Ich sah wenigstens öfter bei *Muehlenbeckia sagittifolia, Polygonum dumetorum* und *Polygonum multiflorum,* daß nach Sistierung der Sekretion die Fußzellen, manchmal auch die darunter liegenden subepidermalen Zellen, verdickte und verkorkte Membranen besaßen. Die Pflanze scheint also in manchen Fällen danach zu trachten, nach beendigter Sekretion einen möglichst guten Abschluß nach außen zu erzielen, was ja gerade bei solch labilen Gebilden, wie es die Drüsentrichome sind, leicht verständlich ist. Denn da der Nektar ungeschützt auf der freien Oberfläche liegt, so bildet er ein günstiges Substrat für Pilzsporen, die ich denn auch nicht selten auf Nektarien gekeimt fand.

Solch eine verkorkte Schicht beobachtete ich außer bei sämtlichen im speziellen Teil beschriebenen Trichomen noch bei den extrafloralen Nektarien von *Dioscorea alata, Clerodendron fragrans* und *Cl. ixoriflorum.* Aus der einschlägigen Literatur entnehme ich, daß gleiches auch für die Nektarien von *Nepenthes* und *Ipomoea* bekannt ist[2]).

Welche Bedeutung dieser Stielzelle für die Stoffumsetzung zukommt, läßt sich bei dem heutigen Stande der Mikrochemie nicht entscheiden.

4. „Verholzte“ Scheide.

Eine nach einem anderen Typus gebaute „Schutzscheide“ ist die bei *Acacia cornigera* geschilderte Schicht, deren Wände mit Hämatoxylin farblos bleiben. In diesem Fall liegt aber eine den ganzen Drüsenkomplex gleichmäßig und lückenlos umschließende Scheide vor, deren zarte Membranen, obwohl sie die Reaktion auf sogenannte „verholzte“ Zellwände geben, für Inhaltstoffe leicht durchlässig sein müssen. Eine sich gleich verhaltende Scheide, deren Membranen mit Phloroglucin und Salzsäure auch auf der Tangentialseite rot werden, fand ich ferner bei den extrafloralen Nektarien von *Momordica cochinchinensis* Spreng., *Luffa cylindrica* M. Roem., *Acacia Lichtensteinii, A. longifolia* Willd., *A. longifolia*

---

[1]) Haberlandt, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. I. (Sitzb. Wien. Akad. Bd. 103. Wien 1894. p. 535.)

[2]) Correns, l. c. p. 659, gibt eine verkorkte Schutzscheide um das Nektarium von *Dioscorea sativa* und *D. Batatas* an.

v. Sophorae, A. neriifolia A. Cunn., *A. saligna* Wendl. Sie scheint demnach bei den extrafloralen Nektarien der mit Phyllodien versehenen Akazien sehr verbreitet zu sein.

Eine befriedigende Erklärung für diese Erscheinung habe ich noch nicht gefunden; es mag sein, daß die Aufgabe dieser Scheide die einer Druckgrenze im Sinne von de Vries[1]) ist, da höchst wahrscheinlich während der Sekretion durch das gestörte osmotische Gleichgewicht zeitweise große Druckdifferenzen zwischen dem Drüsengewebe und dem Nachbargewebe herrschen; aus dem Inhalt (dichtes Plasma, Chloroplasten) dieser Zellschicht erhellt, daß ihr wohl auch für die Stoffleitung eine wichtige Funktion zukommt.

Ich möchte annehmen, daß man dergleichen mechanische Scheiden noch in manchen anderen Fällen finden wird, sobald man extraflorale Nektarien fernerhin von solchen Gesichtspunkten aus bearbeitet.

5. Inhalt, Gerbstoff.

Was die Inhaltstoffe der bearbeiteten Nektarien anlangt, so habe ich ihnen keine besondere Beachtung zugewendet, da eine diesbezügliche Untersuchung nicht im Plan der vorliegenden Arbeit lag. Es existieren ja auch einerseits schon mancherlei Angaben darüber, z. B. in den erwähnten Arbeiten von Bonnier und Morini, und andererseits ist es bei dem jetzigen Stande der Mikrochemie oft unmöglich, auch nur annähernd alle Inhaltstoffe genau festzustellen, da es meist an zuverlässigen Reagentien fehlt.

Um sicher zu sein, daß die untersuchten Drüsen Nektarien waren, genügte es für mich, in der abgesonderten Flüssigkeit eine Zuckerart nachzuweisen. Die Reaktion mit Fehling'scher Lösung gelang außer bei sämtlichen im speziellen Teil näher geschilderten Spezies bei den extrafloralen Nektarien von *Acacia Lichtensteinii, A. lophantha* Willd., *A. cyanophylla* Lal., *A. Melanoxylon* R. Br., *A. neriifolia* A. Cunn., *A. saligna* Wendl., *Actinostemma paniculatum* Maxim., *Cassia marylandica* Linn., *Clerodendron fragrans* Willd., *Cl. ixoriflorum* Hassk., *Cyclanthera explodens* Naud., *Modecca lobata* Jacq., *Momordica cochinchinensis* Spreng., *Neptunia oleracea* Lour., *Passiflora adenopoda* D. C., *P. coerulea* Linn., *P. gracilis* Jacq., *Pithecolobium dulce* Benth., *Populus candicans* Ait. Hort. Kew., *P. monilifera* Ait. Hort. Kew., *Prunus Armeniaca* Linn., *P. avium* Linn., *P. Padus* Linn., *P. persica* Stokes, *Sambucus nigra* Linn., *S. racemosa* Linn., *Syringa chinensis* Willd., *S. persica* Linn., *Vicia amphicarpa* Dorthes, *V. Faba* Linn., *V. sepium* Linn.

Da mir bei Beginn der Arbeit in einigen Nektarien ein reicher Gerbstoffgehalt auffiel, so wandte ich meist — nicht immer — diesen „gerbstoffartigen Körpern" einige Beachtung zu.

Wie bereits früher angegeben wurde, sind die extrafloralen Nektarien oft so enorm reich an Gerbstoff, daß dieser schon auf den ersten Blick die Drüse erkennen läßt, wenn man ihn irgendwie ausfällt. Teilweise ist das Drüsengewebe so vollgepfropft mit Gerbstoffen, daß man nicht umhin kann, diesen Körpern, die die sogenannten „Gerbstoffreaktionen“ geben, irgend eine Beziehung zu dem gebildeten Zucker zuzuschreiben.

---

[1]) Zitiert nach Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. III. Aufl. p. 328.

Wie aber die Bildung des Zuckers mit dem auftretenden Gerbstoff zusammenhängt, darüber läßt sich bei dem heutigen Stand der Gerbstoffphysiologie[1]) nichts sicheres sagen; ebenso sind auch alle anatomisch-physiologischen Spekulationen über die Rolle des bereits im Meristem auftretenden Gerbstoffes zur Zeit noch verfrüht.

Gerbstoff wurde bis jetzt in Nektarien beobachtet von Stadler[2]), der für die Nektarien der Blüten angibt, „daß in selteneren Fällen zuckerhaltige Sekrete auch aus Gerbstoff hervorgehen können.“

Behrens[3]) fand nicht selten Gerbstoffe, schreibt ihnen aber keine besondere Bedeutung zu; gleiches gilt für Morini[4]), der besonderes Gewicht auf die Inhaltstoffe legte, diese Gerbstoffe jedoch in einigen Fällen übersehen hat.

Rathay[5]) fand Gerbstoff in den nektarabsondernden Trichomen einiger *Melampyrum*-Arten. Haberlandt[6]) gibt Gerbstoffballen in den Drüsenzellen von *Vicia sepium* an.

Aufrecht[7]) schließt sich der Ansicht von Krauss an, „daß ein Eintritt des Gerbstoffes in den Stoffwechsel als völlig ausgeschlossen gelten muß“, und hält ihn dort, wo er in extrafloralen Nektarien auftritt, für eine Schutzvorrichtung im Sinne Stahls.

Calciumoxalat, dem Aufrecht[8]) die von Kohl aufgestellte „Rolle des Transporteurs für die Kohlehydrate“ zuschreibt, fand ich unter anderem in größerer Menge in den extrafloralen Nektarien von *Hura crepitans* Linn., *Passiflora coerulea* Linn., *P. edulis* Sims., *Populus alba* Linn., *P. tremula* Linn., *Prunus avium* Linn., *Sambucus nigra* Linn., *Turnera angustifolia* Mill.

6. Vorkommen homologer Gebilde.

Wie bereits betont, haben die Drüsenhaare der Nektarien Homologa in den an topographisch gleichen Stellen vorkommenden Einzeltrichomen, die meist die Zellteilungen schon vollendet haben, wenn das Nektarium sich erst anzulegen beginnt.

---

[1]) Czapek, Biochemie. II. p. 588; Moeller, Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen der Gerbsäure. (Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 6. 1888. p. LXXX); Berthold, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. I. 1898. p. 13; II. 1904, p. 19.

[2]) l. c. p. 72.

[3]) l. c. p. 446.

[4]) l. c. p. 375.

[5]) l. c. p. 60.

[6]) Haberlandt, Das tropische Laubblatt. II. (Sitzb. d. Wien. Akad. Bd. 104. 1895. p. 101.)

[7]) l. c. p. 42.

[8]) l. c. p. 43.

Haberlandt[1]) fand. daß bei *Vicia sepium* „die Keulenhaare der extranuptialen Nektarien genau denselben Bau besitzen, wie die als Wasserdrüsen fungierenden Keulenhaare auf den Oberseiten der jungen Fiederblättchen". Er schließt[2]): „In phylogenetischer Hinsicht dürften die meisten Nektarien, gleich den Digestionsdrüsen der Insektivoren, von Hydathoden abzuleiten sein, und zwar sowohl von Epithem- wie von Trichomhydathoden." Haberlandt nimmt also einen Funktionswechsel dieser Hydathoden an.

Ich untersuchte in den behandelten Fällen die Einzeltrichome nach Inhalt und Funktion nicht näher; anatomisch ähneln einige (z. B. die von *Tecoma* und *Ligustrum*) täuschend manchen von Haberlandt[3]) abgebildeten Hydathoden, und auch die Verdickung und Verkorkung der Radialmembran des Stieles, die sowohl bei den Einzeltrichomen, als bei den nektarabsondernden Drüsenhaaren stets auffallend ausgeprägt ist, ist nach Haberlandt[4]) „eine bei Trichomhydathoden so häufig zu beobachtende Erscheinung".

Es liegt bei der heutigen Wertschätzung der Entwicklungsgeschichte ja recht nahe, auch für die von mir bearbeiteten Nektarien mit Drüsenhaaren an eine phylogenetische Abstammung der in Gruppen stehenden Trichome aus den zerstreut vorkommenden zu denken. Doch ist immerhin gerade bei Trichombildungen in dergleichen phylogenetischen Betrachtungen einige Vorsicht geboten, und ich glaube, daß zum Beispiel Morini[5]) zu weit geht, wenn er nur aufgrund der Ähnlichkeit der extrafloralen Nektarien von *Clerodendron, Bignonia* und *Tecoma* auf eine phylogenetische Verwandtschaft der *Verbenaceen* und *Bignoniaceen* schließen will; herrschen doch nach de Bary[6]) gerade in Bezug auf Haarbildungen bei den verschiedenen Familien einerseits große Übereinstimmungen, andererseits in natürlichen Familien und selbst Gattungen die mannigfachsten Verschiedenheiten.

Als sicher feststehend kann für die von mir behandelten Spezies mit derartigen extrafloralen Nektarien nur gelten, daß an demselben vegetativen Teil, ja an den entsprechenden Stellen, zweierlei morphologisch gleichwertige, zumteil bis auf strukturelle Feinheiten gleichgebaute *(Ligustrum)* Drüsenhaare vorkommen, und daß die Einzeltrichome das primär Vorhandene sind.

Ob sich beiderlei Drüsenhaare aus einer Urform nach verschiedenen Richtungen weiter entwickelt haben, oder ob die Nektarien nur eine lokale Anhäufung der zerstreut vorkommenden Trichome sind, ferner, ob beide jemals Analoga waren und im

---

[1]) Haberlandt, Das tropische Laubblatt. II. (Sitzb. d. Wien. Akad. Bd. 104. 1895. p. 100 ff.)

[2]) Derselbe, Physiol. Pflanzenanatomie. p. 449.

[3]) Derselbe, Das tropische Laubblatt. (Sitzber. d. Wien. Akad. Bd. 103. 1894. Bd. 104. 1895.)

[4]) Derselbe, Das tropische Laubblatt. II. (Sitzb. Wien. Akad. Bd. 104. 1895. p. 97.)

[5]) Morini, l. c. p. 355.

[6]) de Bary, Vergleichende Anatomie. p. 59.

Laufe der Pylohgenie ein Funktionswechsel eintrat[1]), oder ob gar späterhin die Nektarien die Aufgabe dieser Einzeltrichome, die zum größten Teil nach Ausbildung der Nektarien abgestoßen werden, in etwas modifizierter Weise eventuell übernehmen können, darüber sind vorläufig nur Vermutungen anzustellen.

Außer in den zitierten Arbeiten von Morini und Haberlandt finden sich Angaben über dergleichen Homologa noch bei Reinke[2]), der festgestellt hat, daß die Nektarien am Petiolus von Prunusarten den Blattzahndrüsen morphologisch gleichwertig sind, und bei Rathay[3]), der die den Drüsenhaaren von *Melampyrum arvense* homologen kleinen Schüppchen für rudimentäre Drüsenschuppen hält, die „auf einer niederen Entwicklungsstufe stehen blieben.“

7. Bedeutung der extrafloralen Nektarien für die Pflanzen.

Diese Frage ist von den Autoren, soweit sie nicht von vornherein auf eine Erklärung verzichteten, mannigfach, oft sehr divergierend[4]) beantwortet worden.

Ich will von den vielen, oft sehr merkwürdigen Erklärungen hier nur einige anführen.

Belt und Delpino halten die extrafloralen Nektarien für Anpassungen an Ameisen, die als Gegendienst den Pflanzen einen Schutz gegen Feinde gewähren sollen.

Kerner[5]) erblickt in ihnen Schutzeinrichtungen, die den Zweck haben, Ameisen von dem Besuch der Blüten fernzuhalten.

Schimper[6]), der in sehr verdienstvoller Weise zum erstenmal die Fragestellung präzisierte, kommt nach kritischen Untersuchungen zu dem Schluß, daß in der großen Mehrzahl der Fälle in der amerikanischen Flora die extrafloralen Nektarien Lockmittel für Ameisen darstellen.

Im allgemeinen kann man wohl sagen, daß heutzutage die meisten Forscher sich der Belt-Delpino'schen Auffassung angeschlossen haben und die extrafloralen Nektarien für spezielle Anpassungen an Schutzameisen halten.

Seit jeher fehlte es jedoch nicht an Gegnern solcher Deutung, die den extrafloralen Nektarien nur eine physiologische Aufgabe im Stoffwechsel zuschreiben. So betrachtet Bonnier[7]) die extrafloralen Nektarien als Reservestoffbehälter, und auch Rathay[1]) hält die Mehrzahl der extrafloralen Nektarien für Organe, „die in erster Linie bei dem Ernährungsprozesse eine Rolle spielen."

---

[1]) Haberlandt, Das tropische Laubblatt. II. (Sitzb. Wien. Akad. Bd. 104. 1895. p. 102.)

[2]) l. c. p. 122.

[3]) l. c. p. 67.

[4]) Man vergleiche die Angaben Kerners (Pflanzenleben. I. p. 220. 1888) und Lundströms (Pflanzenbiol. Studien, zitiert nach Just, 1887, p. 441) über die extrafloralen Nektarien von *Populus tremula*.

[5]) Kerner, Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. p. 56.

[6]) Schimper, Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. 1888. p. 78.

[7]) l. c. p. 206.

Außerdem wird in manchen kleineren Arbeiten, auf die ich hier nicht näher eingehen kann, die Aufgabe der extrafloralen Nektarien als Attraktion für Ameisen in Frage gestellt.

Ich glaube, und andere haben bereits ähnliches gesagt, daß es zum mindesten voreilig ist, von vornherein alle Pflanzen, die extraflorale Nektarien besitzen, für myrmekophil zu erklären. Es muß doch zunächst festgestellt werden, ob die extrafloralen Nektarien einer Pflanze überhaupt von Ameisen besucht werden — nach Huth[2]) ist dies bis jetzt nur für eine geringe Anzahl von Fällen direkt beobachtet[3]) —, und dann ist zu prüfen, ob diese Ameisen der betreffenden Pflanze einen wirksamen Schutz gegen irgendwelche Feinde gewähren

Ist beides bewiesen, so dürfen wir zwar von einem symbiotischen Verhältnis zwischen Pflanzen und Ameisen reden, haben aber immer noch keine Berechtigung, die extrafloralen Nektarien bei allen Pflanzen als nur für die Ameisen entstanden anzusehen, sodaß sie allein zu deren Anlockung dienten.

Ehe wir uns mit einer solchen ausschließlich äußere Faktoren inbetracht ziehenden Erklärungsweise, die im Grunde doch wenig befriedigend ist, begnügen, müssen wir zunächst versuchen, ob wir die Ausbildung und Bedeutung dieser Organe als durch physiologische Vorgänge bedingt zu erfassen vermögen. Dann kommt erst in zweiter Linie die biologische Frage nach der eventuellen Anpassung an Ameisen inbetracht.

Ich bin im Gegensatz zu anderen der Meinung, daß die Beziehung, die heutzutage manche extraflorale Nektarien zu den Ameisen zeigen, in der Hauptsache nur eine Sekundärerscheinung, eine indirekte Anpassung ist, daß ferner nicht alle sogenannten extrafloralen Nektarien ein und demselben Zweck dienen, sondern ungleiche Bedeutung haben.

Pfeffer[4]) trennte bereits 1877 in seinen „osmotischen Untersuchungen" die Wasserausscheidung beim Bluten von der in Nektarien, und 1878 gibt auch Bonnier[5]) die Beteiligung des Zuckers als osmotisch wirksame Substanz bei der Nektarabsonderung an; später ist durch Pfeffer[6]) und seine Schüler[7]) dann nachgewiesen, daß die Sekretionsmechanik, sobald einmal der Zucker außen gegeben ist, durch rein osmotische Wirkung eine zeitlang fortdauert; bisweilen kann auch nach Haupt[8]) eine aktive Wasserauspressung stattfinden, so daß wir es hier mit Übergängen zu Hydathoden zu tun haben.

---

[1]) Rathay, Über extraflorale Nektarien. (Verh. d. zool.-bot. Gesellsch. Wien. Bd. 39. 1889. p. 20.)

[2]) Zitiert nach Schimper, l. c. p. 63.

[3]) Nach meinen Beobachtungen werden in unserer Flora von Ameisen rege besucht die extrafloralen Nektarien von: *Vicia Faba*, *Vicia sepium*, *Prunus avium* und *Pteris aquilina*.

[4]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. I. 1897. p. 266.

[5]) l. c. p. 181.

[6]) l. c. p. 263 ff.

[7]) Wilson, On the cause of the excretion of water on the surface of nectaries. Diss. Leipzig 1881. Haupt, Zur Sekretionsmechanik der extrafloralen Nektarien. (Flora. 1902.)

[8]) l. c. p. 11.

Also die osmotisch wirksame Substanz[1]), die anscheinend stets das Primäre ist, ist bei vielen Nektarien die äußere Ursache der darauf eintretenden Wassersekretion.

Könnte sie nun nicht vielleicht in manchen Fällen nur das Mittel zum Zweck sein, indem nämlich der ausgeschiedene Zucker durch seine osmotische Wirkung den Wassergehalt des jugendlichen Organs so lange reguliert, bis die jungen Spaltöffnungen dieser Aufgabe selber gewachsen sind? Wäre also vielleicht die bis jetzt für eine Begleiterscheinung gehaltene Wasserausscheidung nicht ursprünglich gar der Endzweck?

Der absolute Zuckergehalt des Nektariums bleibt nach Bonnier[2]) derselbe, nur durch größeres oder geringeres Verdunsten des Wassers variiert die Konzentration des Nektars.

Die Sekretion selbst ist von ausreichender Feuchtigkeit der Luft abhängig und geht dem jeweiligen Grade der Transpiration parallel[3]).

Haupt[4]) sagt: „Am stärksten fand ich die Absonderung fast allgemein zur Zeit nach der Laubentfaltung, sowie kurz vor Beginn, und bei einigen Pflanzen während der Blüteperiode. In dieser Zeit, wo das kräftigste Wachstum in der Pflanze stattfindet, zeigt sich die innere Disposition zur Nektarabsonderung am stärksten.“

Nach Bonnier[5]) und Haupt[6]) wird der Zucker nach Sistierung der Sekretion meist wieder nach innen resorbiert.

Alles dieses stützt die soeben ausgesprochene Vermutung in nicht geringem Grade.

Zum Schaden der Pflanze kann das Gleichgewicht im Stoffwechsel gestört werden, einmal in dem Stadium der Entfaltung des Blattes — wir sahen, daß oft zu dieser Zeit die Einzeltrichome abgestoßen werden —, wo die kräftigste Stoffzufuhr stattfindet und die jungen Spaltöffnungen die Abgabe des nötigen Wassers in Dampfform noch nicht leisten können *(Polypodiaceen)*, oder ein andermal, wenn der Feuchtigkeitsgehalt der Luft zu groß wird (künstliche Hervorrufung der Sekretion). Für beide Fälle mögen dann manche extrafloralen Nektarien regulatorisch wirken, indem sie einen kontinuierlichen Wasserstrom ermöglichen.

So mag eine derartige Selbstregulierung des betreffenden Organes, die mit dem Erwachsen desselben, überflüssig geworden, aufhört, die primäre Bedeutung mancher — vor einer Verallgemeinerung müssen wir uns hüten — extrafloraler Nektarien sein; sekundär kann dann nicht selten infolge des ausgeschiedenen

---

[1]) Nach Bonnier, l. c. p. 85, können außer Saccharose und Glykose auch Dextrin, Gummi, Mannit, N- oder P-haltige Produkte im Nektar vorkommen.

[2]) l. c. p. 157, 187; cf. auch Haupt, l. c. p. 9.

[3]) Morini, l. c. p. 380; Bonnier, l. c. p. 157.

[4]) l. c. p. 5.

[5]) l. c. p. 199.

[6]) l. c. p. 5.

Nektars der Pflanze im Laufe der Zeit ein nicht unerheblicher Vorteil dadurch erwachsen sein, daß die angelockten Ameisen allmählich zu einer Schutzgarde gegen verschiedene Feinde wurden; sie trugen bisweilen wohl auch wesentlich dazu bei, daß die Nektarien sich weiter entwickelten, Saftmale u. s. w. ausbildeten.

Viele extraflorale Nektarien mögen auch heutzutage noch nur die soeben erwähnte spezifische Bedeutung für den Gesamtstoffwechsel des betreffenden Organs besitzen, andere *(Polygonum baldschuanicum, Viburnum Opulus)* scheinen in Rückbildung begriffen zu sein, doch wären darüber noch eingehende Untersuchungen erforderlich.

Um es noch einmal kurz zu sagen, möchte ich also für einen Teil der extrafloralen Nektarien annehmen, daß sie primär die physiologische Aufgabe besessen haben bezw. noch besitzen, als Regulatoren für den Wassergehalt des sie tragenden Organes zu fungieren, sei es in jungen Stadien zur Zeit der Entfaltung, sei es, wenn sonst die Transpiration herabgesetzt ist; im Laufe der Phylogenie mag dann allerdings bei manchen die sekundäre Beziehung zu Ameisen in den Vordergrund getreten sein.

IV. Einige Ergebnisse.

Die extrafloralen Nektarien der *Polygonaceen* sind reine Epidermalgebilde, ein typisches Drüsengewebe fehlt ihnen. Ein physiologisch zum Nektarium gehörendes, anatomisch nicht scharf ausgeprägtes subglandulares Gewebe ist bei den *Gossypien* und bei *Tecoma radicans* vorhanden, ein Drüsengewebe ohne spezielle Sekretionseinrichtungen bei den *Polypodiaceen* und bei *Acacia cornigera.* Die Nektarien der untersuchten *Oleaceen* besitzen außer einem typischen Drüsengewebe eine besonders modifizierte sezernierende Oberfläche.

Gefäßbündel innervieren oft extraflorale Nektarien und machen nicht selten zu deren Gunsten Abweichungen vom normalen Verlauf, z. B. bei *Acacia cornigera, Tecoma radicans;* Gefäßbündelendigungen fehlen dagegen den Nektarien der untersuchten *Polygonaceen* und *Gossypien.*

An der Entwicklung der extrafloralen Nektarien von *Acacia cornigera* beteiligt sich außer dem Dermatogen zum großen Teil das Periblem.

Die Nektar sezernierende Oberfläche der bearbeiteten *Polygonaceen, Gossypien* und *Oleaceen* besteht aus Trichomen; das schüsselförmige Gebilde bei *Tecoma radicans* ist gleichfalls ein Trichom.

Die Drüsenhaare der untersuchten Nektarien entstehen sämtlich aus je einer Epidermzelle; sie beginnen ihre Entwicklung bei den *Polygonaceen* mit zwei Radialteilungen, bei den *Oleaceen* und *Gossypien* mit Tangentialteilungen.

Die ausgebildeten Trichome bestehen stets aus drei Abschnitten: Fuß, Stiel und Köpfchen. Der Stielteil ist bei allen dadurch auffallend, daß seine Radialwände verdickt und „verkorkt“ sind; diese Verkorkung erfolgt erst unmittelbar vor Beginn der Sekretion (cf. p. 272).

Bei *Acacia cornigera* und in manchen anderen Fällen wird das Drüsengewebe von einer Zellschicht umscheidet, deren Membranen die Reaktion auf sogenannte „verholzte“ Zellwände geben. Diese Zellschicht ist wahrscheinlich physiologisch gleichwertig der Gesamtheit der Stiele aller Nektariumtrichome bei *Polygonaceen, Oleaceen, Gossypium* u. s. w.

Die nektarausscheidenden Trichome haben Homologa in einzelstehenden, an entsprechenden Stellen vorkommenden Drüsenhaaren, die meist schon ausgebildet sind, wenn das Nektarium angelegt wird; diese Einzeltrichome werden zum großen Teil beim Entfalten des betreffenden Organes abgestoßen.

Die definitive Lage des zum Nektarium gehörenden Zellkomplexes kommt bisweilen durch ein Nichtteilnehmen desselben am späteren Wachstum des betreffenden Organs zustande; die Form und Anordnung der Nachbarelemente ist gleichfalls oft auf derartige Wachstumsvorgänge zurückzuführen.

Die extrafloralen Nektarien der untersuchten *Polypodiaceen* sind ein bisher unbekannter Typus, indem ein- und dieselbe Drüse gleichzeitig auf der Ober- und Unterseite der Lamina Nektar ausscheiden kann.

Die Körper, welche die sogenannten Gerbstoffreaktionen geben, kommen in extrafloralen Nektarien sehr verbreitet vor; sie füllen das Nektariumgewebe bisweilen so dicht an, daß die Vermutung nahe gerückt wird, es hänge die Bildung des Zuckers irgendwie damit zusammen.

Diese Gerbstoffe entstehen zumteil bereits in dem noch meristematischen Nektarium.

Es lassen sich Gründe für die Ansicht beibringen, daß extraflorale Nektarien oft ursprünglich als Regulatoren für die Wasserbewegung in den von ihnen besetzten Organen der Pflanze gedient haben oder auch jetzt noch dafür dienen; durch indirekte Anpassung an den Besuch von Tieren sind extraflorale Nektarien wohl nicht selten stärker ausgebildet und modifiziert worden, sodaß allmählich eine mehr oder minder weitgehende Symbiose zwischen Pflanze und Tier zustande gekommen ist.

V. Literatur.

Aufrecht, S., Beitrag zur Kenntnis extrafloraler Nektarien. Diss. Zürich 1891.

Bary, A. de, Vergleichende Anatomie. Leipzig 1877.

Beccari, O., Piante ospitatrici, ossia piante formicarie della Malesia e della Papuasia. (Malesia. Vol. II. 1884—86.)

Behrens, W. J., Die Nectarien der Blüthen. (Flora. 1879.)

Belt, Th., The naturalist in Nicaragua. London 1874. (Nach Just, Bot. Jahresber.)

Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. I. II. Leipzig 1898. 1904.

Bonnier, G., Les nectaires, étude critique, anatomique et physiologique. (Annales des sciences naturelles. Botanique Série 6. Tome 8. Paris 1878.)

Burck, W., Beiträge zur Kenntnis der myrmekophilen Pflanzen und der Bedeutung der extranuptialen Nectarien. (Annales du jardin botanique de Buitenzorg. Volume 10. 1891.)

Caspary, J., De nectariis. Diss. Elverfeldae 1848.

Correns, C., Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der extranuptialen Nectarien von *Dioscorea*. (Sitzb. der k. Akad. der Wiss. zu Wien. Math.-naturw. Classe. Bd. 97. Abt. 1. 1888.)

Czapek, F., Biochemie der Pflanzen. I. II. Jena 1905.

Delpino, F., Funzione mirmecofila nel regno vegetale. (Memorie della accademia delle scienze. Bologna. IV. 1886—88.)

Ewart, M., On the leaf-glands of *Ipomoea paniculata*. (Annals of botany. Vol. 9. London 1895.)

Figdor, W., Über die extranuptialen Nektarien von *Pteridium aquilinum*. (Oest. bot. Ztg. Bd. 41. 1891.)

Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. I. Marburg 1889.

— Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. Festrede. München 1898.

— Organographie der Pflanzen. Teil 2. Heft 2. 1900.

Haberlandt, G., Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das tropische Laubblatt. (Sitzb. d. Wien. Akad. Math.-Naturw. Cl. Bd. 103. Abt. 1. 104. Wien 1894. 1895.)

— Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Leipzig 1904.

Haupt, H., Zur Sekretionsmechanik der extrafloralen Nektarien. (Flora. 1902.)

Kerner von Marilaun, A., Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Innsbruck 1879.

— Pflanzenleben. I. Leipzig 1888.

Klercker, J. of, Studien über die Gerbstoffvakuolen. Diss. Tübingen 1888.

Kohl, F., Anat. Physiolog. Untersuchg. der Kalksalze etc. Marburg 1889.

Kurr, J., Untersuchungen über die Bedeutung der Nektarien in den Blumen. Stuttgart 1833.

Lundström, A., Pflanzenbiologische Studien. (Nova acta reg. soc. scient. Upsala. Ser. 3. Bd. 13.) (Nach Just, Bot. Jahresb. 1887. p. 441.)

Moeller, H., Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen der Gerbsäure. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 6. 1888.)

Morini, F., Contributo all' anatomia ed alla fisiologia dei nettarii estranuziali. (Memorie della accademia di Bologna. Serie 4. Tome 7. 1886.)

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. I. 2. Aufl. Leipzig 1897.

Poulsen, V. A., Om nogle Trikomer og Nektarier. (Videnskabelige Meddelelser. Kjöbenhavn 1875.) (Franz. Resumé gelesen.)

— Nogle extraflorale Nektarier. (Ibidem. 1897.) (Referat im Bot. Centralbl. 1898. p. 454 gelesen.)

— Das extraflorale Nektarium bei *Batatas edulis*. (Bot. Ztg. 1877. p. 780.)

Rathay, E., Über nektarabsondernde Trichome einiger *Melampyrum*-Arten. (Sitzb. Wien. Akad. Bd. 81. Abt. 1. 1880.)

— Über extraflorale Nektarien. (Verhandlgn. der zool.-bot. Gesellsch. Wien. Bd. 39. 1889.)

Reinke, J., Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Sekretionsorgane. (Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 10. 1875.)

Schimper, A. F. W., Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Jena 1888.

Solereder, H., Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart 1899.

Sprengel, Ch. K., Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793.

Stadler, S., Beiträge zur Kenntnis der Nectarien und Biologie der Blüten. Diss. Zürich 1886.

Warburg, Über Ameisenpflanzen. (Biol. Centralbl. Bd. 12. 1892.)

Wettstein, R. v., Über die Compositen der österreichisch-ungarischen Flora mit zuckerabscheidenden Hüllschuppen. (Sitzb. Wien. Akad. Bd. 97. 1889.)

Wilson, On the cause of the excretion of water on the surface of nectaries. Diss. (Untersuchungen aus dem bot. Inst. zu Tübingen. Bd. I. 1881.)

Zacharias, E., Über Sekretbehälter mit verkorkten Membranen. (Bot. Ztg. 1879.)

Zimmermann, A., Über die extranuptialen Nektarien einiger *Fagraea*-Arten. (Ann. du jardin bot. de Buitenzorg. Bd. 18. 1902.)

VI. Figuren.

Fig. 1—7: *Muehlenbeckia sagittifolia* Meissn.

Taf. IX, Fig. 1: Querschnitt eines sezernierenden Nektariums. *t* Drüsenhaare, die aus 3 Abschnitten bestehen: *b* Basalteil, *s* Stielzellen, *k* Köpfchen; die einzelnen Trichome werden durch Zwischenräume *l* getrennt. — g_1, g_2, g_3, g_4, Gefäßbündel des Blattkissens (nicht ausgeführt). Vergr. 90.

„ Fig. 2: Tangentialer Flächenschnitt durch den Stielteil eines sezernierenden Trichoms; an der Dicke und Anordnung der Membranen ist die Reihenfolge ihrer Entstehung zu erkennen. Vergr. 320.

„ Fig. 3: Erstes Entwicklungsstadium auf einem Querschnitt durch das Blattkissen; t^1 vergrößerte Epidermzelle, aus der ein Trichom wird; t^2 Epidermzelle, die sich bereits in Quadranten geteilt hat; die ausgezogene Linie gibt die benachbarte Oberfläche an. Vergr. 200.

„ Fig. 4: Gleicher Schnitt eines weiter entwickelten Nektariums; die erste tangentiale Querwand wird angelegt. Vergr. 200.

„ Fig. 5: Gleicher Schnitt in einer späteren Phase; die Gliederung in 3 Stockwerke ist erreicht; die Entwicklung schreitet von der Mitte gegen den Rand des Nektariums hin fort. Vergr. 200.

„ Fig. 6: Gleicher Schnitt in einem noch späteren Stadium; die Radialteilungen in den einzelnen Zellschichten beginnen; die Trichome überragen die angrenzende Epidermis. Vergr. 200.

„ Fig. 7: Längsschnitt durch ein fast ausgebildetes Trichom; im Fuß und Stielteil ist die Teilung korrespondierend erfolgt, die Zwischenräume zwischen den einzelnen Trichomen sind kaum zu sehen; die Trichome erscheinen relativ schmaler und höher, als im ausgebildeten Zustand. Vergr. ca. 213.

Fig. 8: *Polygonum baldschuanicum* Regel.

Taf. IX, Fig. 8: Einige Trichome des Nektariums im Querschnitt: die Stielzellen *s* haben verdickte und verkorkte Radialwände; die sehr zartwandigen Köpfchenzellen *k* lassen eine fächerförmige Anordnung erkennen; zwischen den einzelnen Trichomen Zwischenräume *l*. Vergr. 213.

Fig. 9—12: *Gossypium brasiliense* Macfad.

„ Fig. 9: Tangentialer Flächenschnitt durch das Köpfchen eines Trichoms. Der Umriß ist elliptisch, und zwar ist das Trichom in axialer Richtung gestreckt, die Köpfchenzellen sind sehr zartwandig. Vergr. 380.

„ Fig. 10: Einige Trichome längs. *b* Basalzellen, *s* Stielzelle, *k* sezernierende Zellen in Schichten angeordnet. Verdickt und verkorkt sind die Radialmembranen der Stielzelle und die an die freie Oberfläche stoßenden Wände *w* der sockelartig vorgewölbten Basalzellen. Vergr. ca. 333.

„ Fig. 11: Tangentialer Flächenschnitt durch die tiefste Stelle der die einzelnen Trichome trennenden Zwischenräume. Die Basalteile der einzelnen Drüsenhaare sind deutlich gegen einander abgesetzt, stoßen dicht aneinander in Form axial gestreckter Sechsecke, die z. t. kahnförmig zugespitzt sind. Vergr. ca. 200.

„ Fig. 12: Querschnitt durch ein jugendliches Nektarium. t^1 das jüngste Stadium eines Drüsenhaares, t^2 das am weitesten entwickelte Trichom; zwischen t^1 und t^2 die verschiedenen successiven Phasen. Die punktierte Linie gibt die angrenzende Epidermis an, die kaum über das Nektarium hervorragt. Vergr. ca. 86.

Fig. 13: *Gossypium microcarpum* Tod.

„ Fig. 13: Querschnitt durch die Blattmittelrippe, schematisch. *em* Emergenz, *t* nektarabsondernde Trichome.

Fig. 14: *Tecoma radicans* Juss.

„ Fig. 14: Querschnitt durch das Nektarium. *h* zuleitendes Gewebe, das strahlenförmige Anordnung zeigt; *g* Gefäßbündel; *b* Basalteil, *s* Stielzellen mit verdickten und verkorkten Radialwänden, *k* Köpfchen des Trichoms; *r* der nach innen etwas übergreifende Rand des Köpfchenteils; bei k_1 sind die peripheren Zellen keilförmig eingesetzt, bei k_2 fächerförmig angeordnet. *c* Cuticula, die am Rande *r* zahnförmig zwischen die einzelnen Zellen eingreift. Vergr. 72.

Fig. 15—20: *Ligustrum Regelianum* Hort. Lemoine.

„ Fig. 15: Einige Drüsenhaare längs. *b* Fußzellen; *s* Stielzelle mit der charakteristischen Radialwandverdickung *r*, *k* Köpfchen. Sämtliche Teile des Trichoms sind plasmareich. Vergr. ca. 300.

„ Fig. 16: Tangentialer Flächenschnitt durch die Stielzellen in der Höhe des Verdickungsringes *r*. Bei *s* besteht der Stiel aus 2 Zellen, deren gemeinschaftliche Radialwand in diesem Falle unverdickt und nicht verkorkt ist. Vergr. 466.

Fig. 17: Tangentialer Flächenschnitt durch das Köpfchen eines Trichoms; die Zellen sind plasmareich, nicht so zartwandig, wie z. B. die von *Gossypium* (cf. Fig. 9). Vergr. 333.

„ Fig. 18: Erstes Stadium der Drüsenhaare, Entwicklung von der Mitte gegen die Peripherie fortschreitend. Querschnitt. Vergr. 266.

Taf. IX, Fig. 19: Querschnitt durch ein junges Blatt mit einem jugendlichen Nektarium. *ep* angrenzende Epidermis der Blattunterseite; *t* Drüsenhaare; *n* Nektariumgewebe; *g* Gefäßbündel. Die Verdickung der Radialwand des Stieles ist noch nicht ausgebildet. Vergr. 283.

,, Fig. 20: Längsschnitt durch ein Einzeltrichom auf der Blattunterseite. Der Fuß *b* des Drüsenhaares steht in ununterbrochenem Zusammenhang mit dem Gefäßbündel *g*; *s* Stiel mit der charakteristischen Wandverdickung; *ch* Chlorophyll. Vergr. 293.

Fig. 21: *Drynaria Linnaei* Bory.

,, Fig. 21: Unterseite eines sezernierenden Nektariums in der Flächenansicht. Die benachbarten Epidermzellen *ep* sind radial auf das Nektarium *n* zu gestreckt; die Epidermzellen des Nektariums haben gerade Wände, sind relativ klein und lassen die ersten Anlagen von Spaltöffnungen erkennen. Vergr. 83.

Fig. 22: *Drynaria rigidula* J. Sm.

Taf. X, Fig. 22: Blatt mit einem sezernierenden Nektarium quer. Das Nektariumgewebe *n* durchsetzt das Blatt gleichmäßig, die Drüsenzellen sind plasmareich und haben keine nennenswerten Intercellularen. Färbung mit Hämatoxylin. Vergr. ca. 70. Mikrophotographie.

Fig. 23: *Drynaria Linnaei* Bory.

,, Fig. 23: Tangentialer Flächenschnitt durch die Mitte eines sezernierenden Nektariums. An das Drüsengewebe *n* gehen Gefäßbündelendigungen *g* heran; *gm* Gefäßbündel der Blattmittelrippe. Färbung mit Hämatoxylin. Vergr. 70. Mikrophotographie.

Fig. 24—32: *Acacia cornigera* Willd.

,, Fig. 24: Nektarium *n* makroskopisch; die Drüse ist sattelförmig, in axialer Richtung gestreckt. Die Flügel des Blattstiels biegen im Bereich des Nektariums nach außen aus. Etwas verkleinert.

,, Fig. 25: Querschnitt durch ein sezernierendes Nektarium. *f* Fuß des Nektariums; *S* Scheitel der Drüse; *m* sklerenchymatisch verdickte, abgerundete Zellen in der Mitte des Nektariums; *n* Drüsenzellen der Richtung der Stoffwanderung entsprechend gestreckt; *s* verholzte Scheide, *ge* Gefäßbündelendigungen an den Seiten. Färbung mit Hämatoxylin. Vergr. 70. Mikrophotographie.

,, Fig. 26: Blattstiel im Querschnitt; das Nektarium zeigt an den Seiten eine bogenförmige Ausbiegung *b* nach außen; die sezernierende Furche ist deutlich ausgeprägt. Schematisch. Vergr. ca. 16.

,, Fig. 27: Querschnitt durch den Blattstiel oberhalb der sattelförmigen Prominenz. Das Nektarium *n* schiebt sich kegelförmig noch eine Strecke weit unter das Rindengewebe des Blattstieles; die Drüsenzellen sind radial angeordnet. Schematisch. Vergr. ca. 20.

,, Fig. 28: Teil des Nektariums stärker vergrößert. *n* Drüsenzellen, die nach der Richtung der Stoffwanderung gestreckt sind; *s* verholzte Scheide, *ge* Gefäßbündelendigung; die Vakuolen in *n* und *s* sind mit Gerbstoff angefüllt. Vergr. ca. 320.

,, Fig. 29: Scheitel des Nektariums. An der sezernierenden Fläche *S* ist die Epidermis anatomisch nicht scharf ausgeprägt; an beiden Seiten *l* sind die Zellwände verdickt und kutinisiert. Vergr. 320.

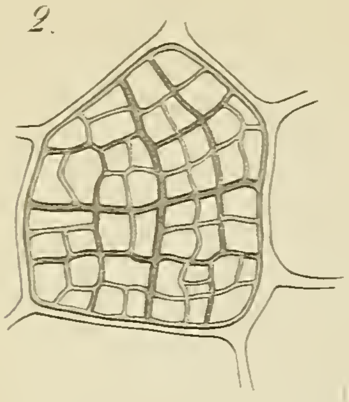
Taf. X, Fig. 30: Schema für die Verzweigung der Gefäßbündel im Bereiche des Nektariums; zugrunde liegt ein Nektarium, das nur von der Hauptbündelmasse (*g*) innerviert wird.

„ Fig. 31: Jugendliches Stadium der Emergenz *em*, aus der sich später das Nektarium herausdifferenziert. Die Epidermis *ep* teilt sich periklin. Der Gerbstoff *g* beginnt sich von der Epidermis aus zu bilden. *f* Fuß des Nektariums. *t* Trichome, die reich an Gerbstoff sind. p_1 Prokambium des dem Nektarium benachbarten Gefäßbündels, p_2 Prokambium des Flügels. Vergr. 266.

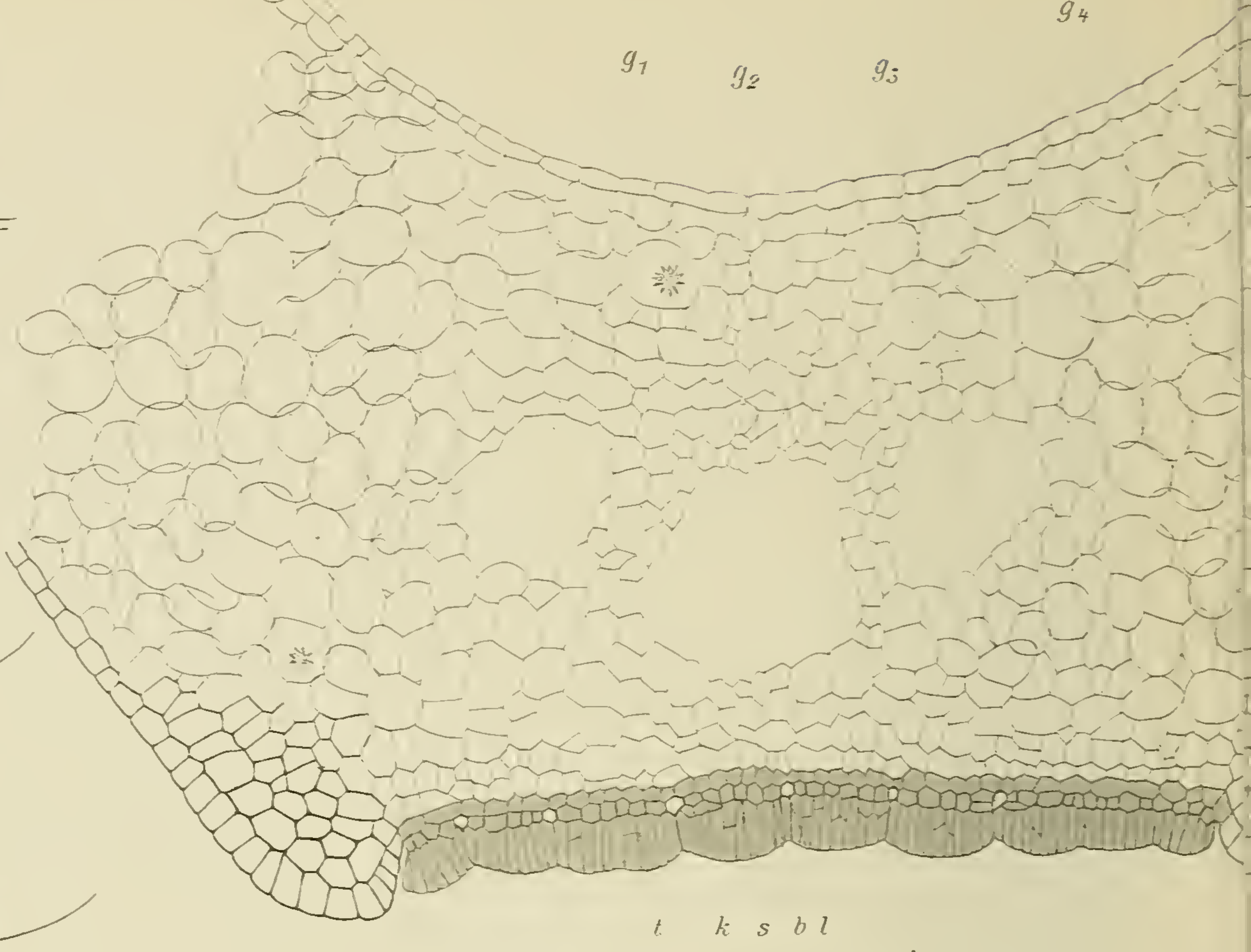
„ Fig. 32: Späteres Stadium. Die primären Gefäße sind angelegt. Die Emergenz *em* ist noch bedeutend kleiner als die beiden Flügel *al* (cf. Fig. 26). Schematisch. Vergr. ca. 40.

◆

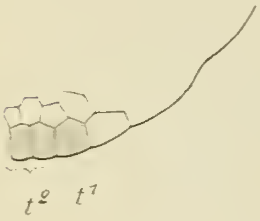
2.



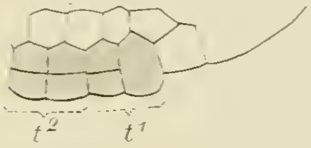
1.


g_1
g_2
g_3
g_4
t
k
s
b
l

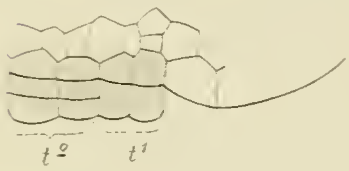
3.



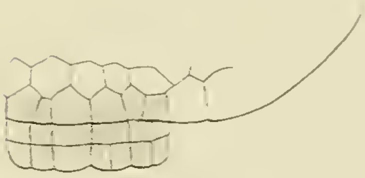
4.



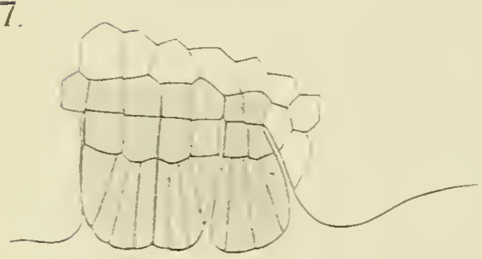
5.



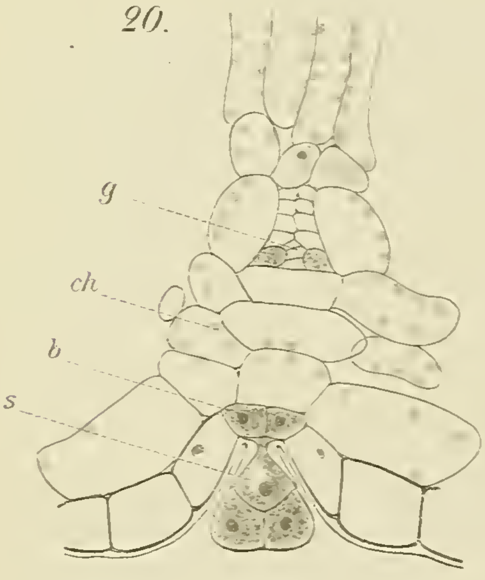
6.



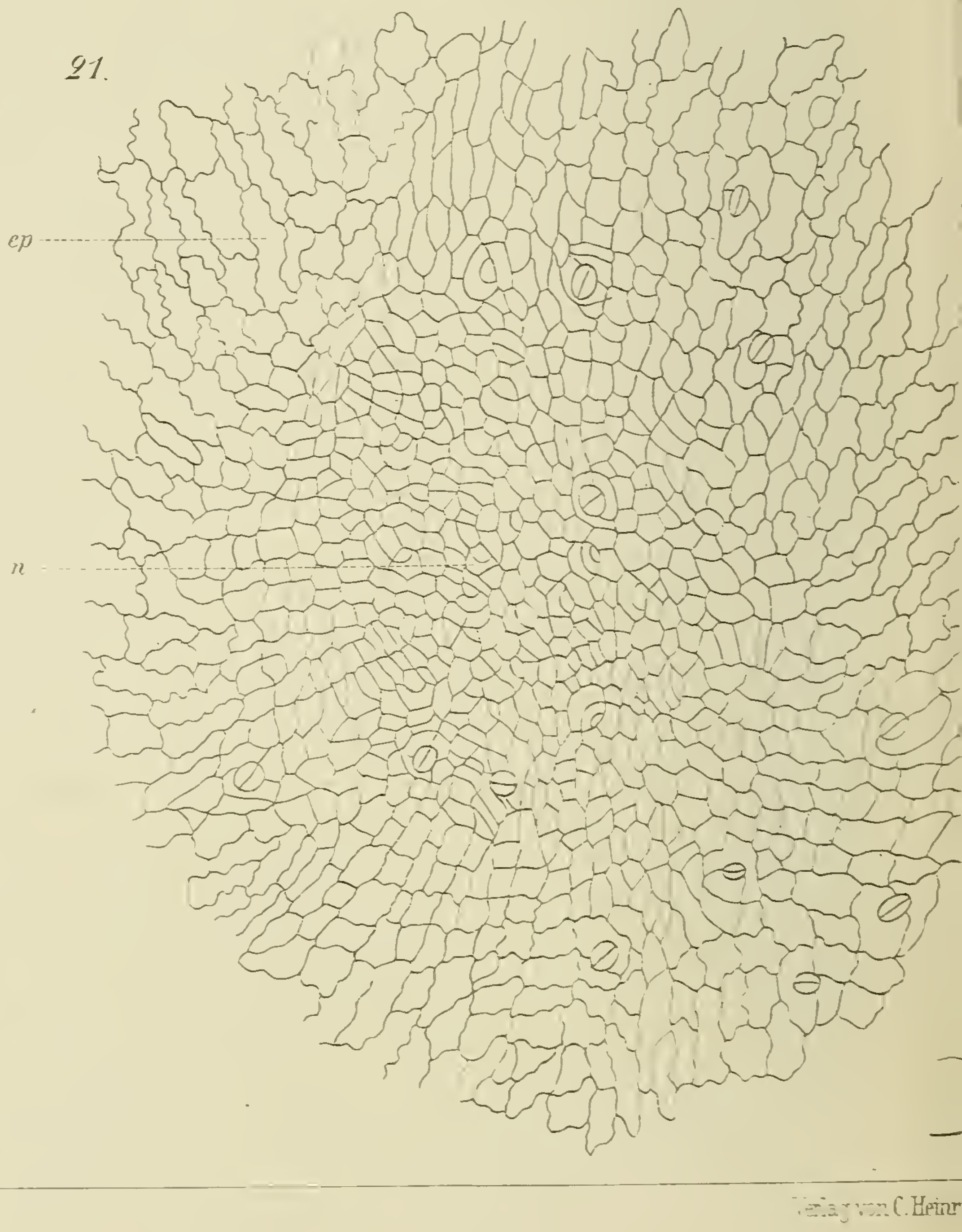
7.



20.

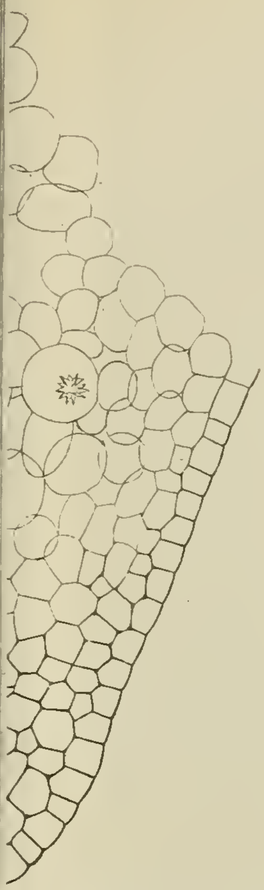


21.

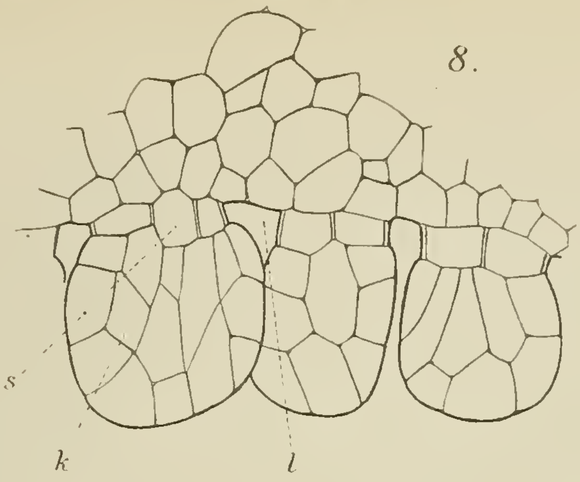


E. Schwendt gez.

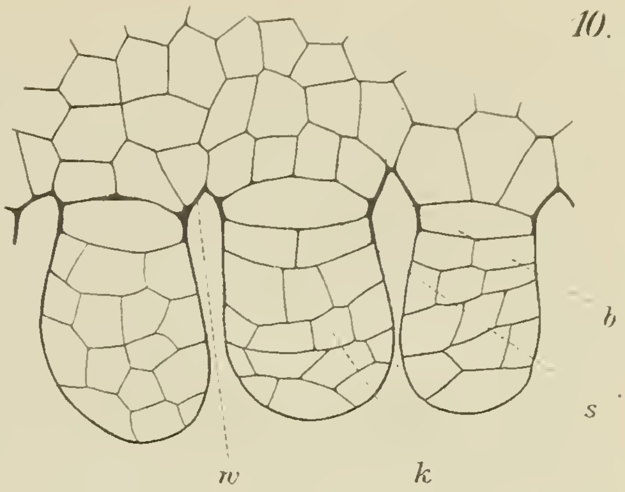
Verlag von C. Heinr



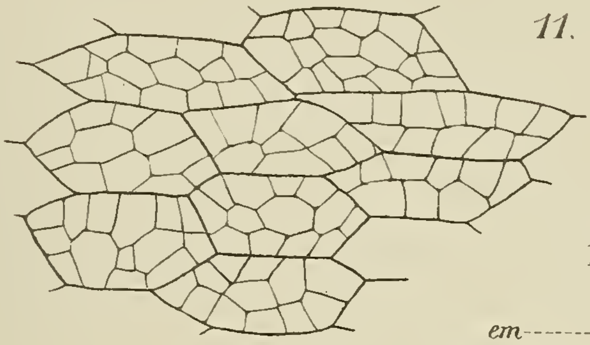
8.



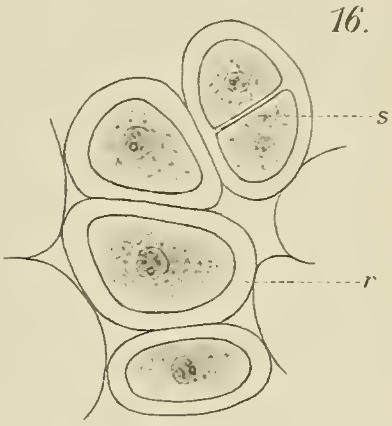
10.



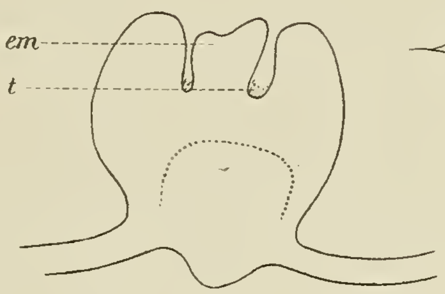
11.



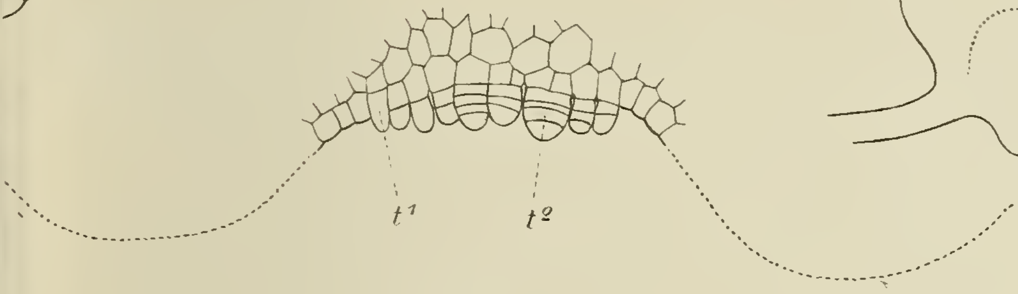
16.



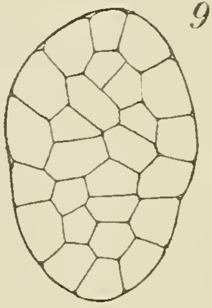
13.



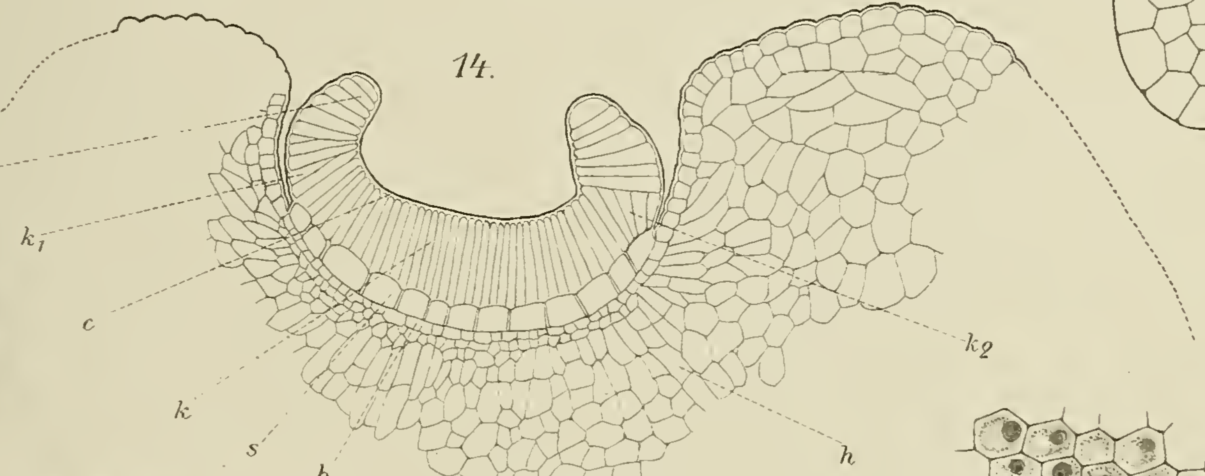
12.



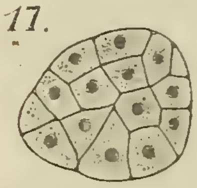
9.



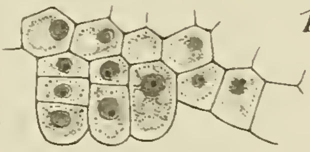
14.


r
k_1
c
k
s
b
k_2
h
g

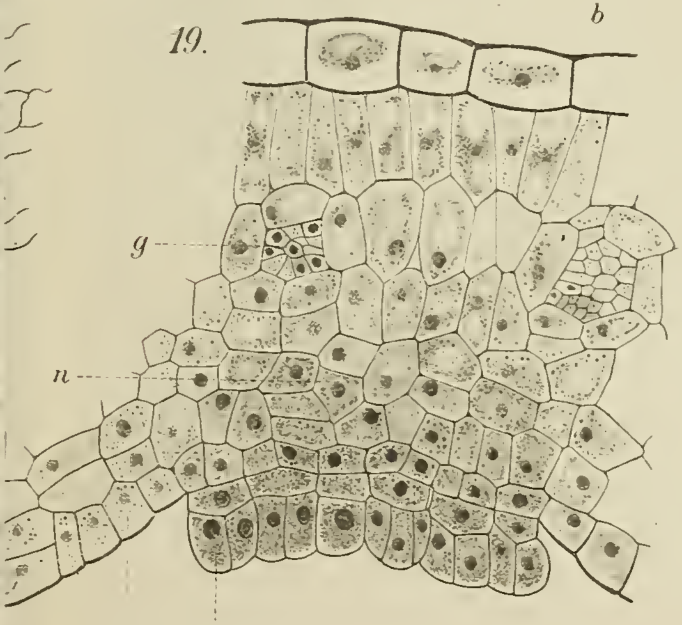
17.



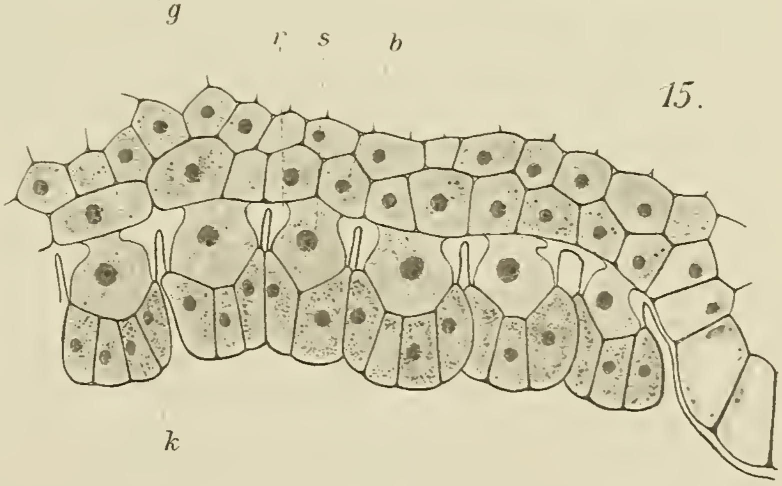
18.



19.



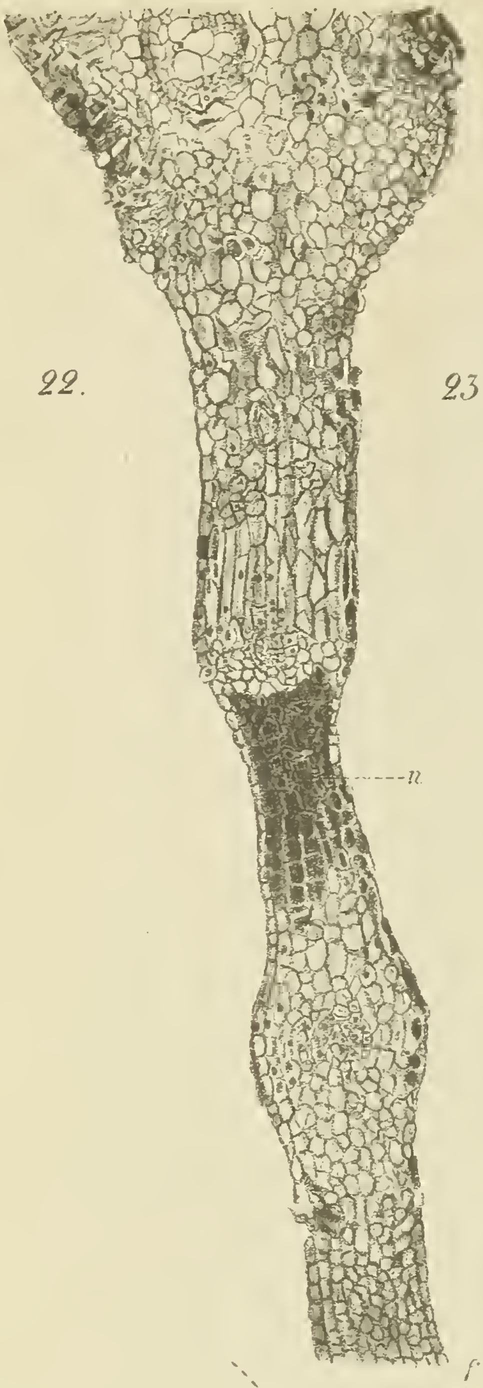
15.



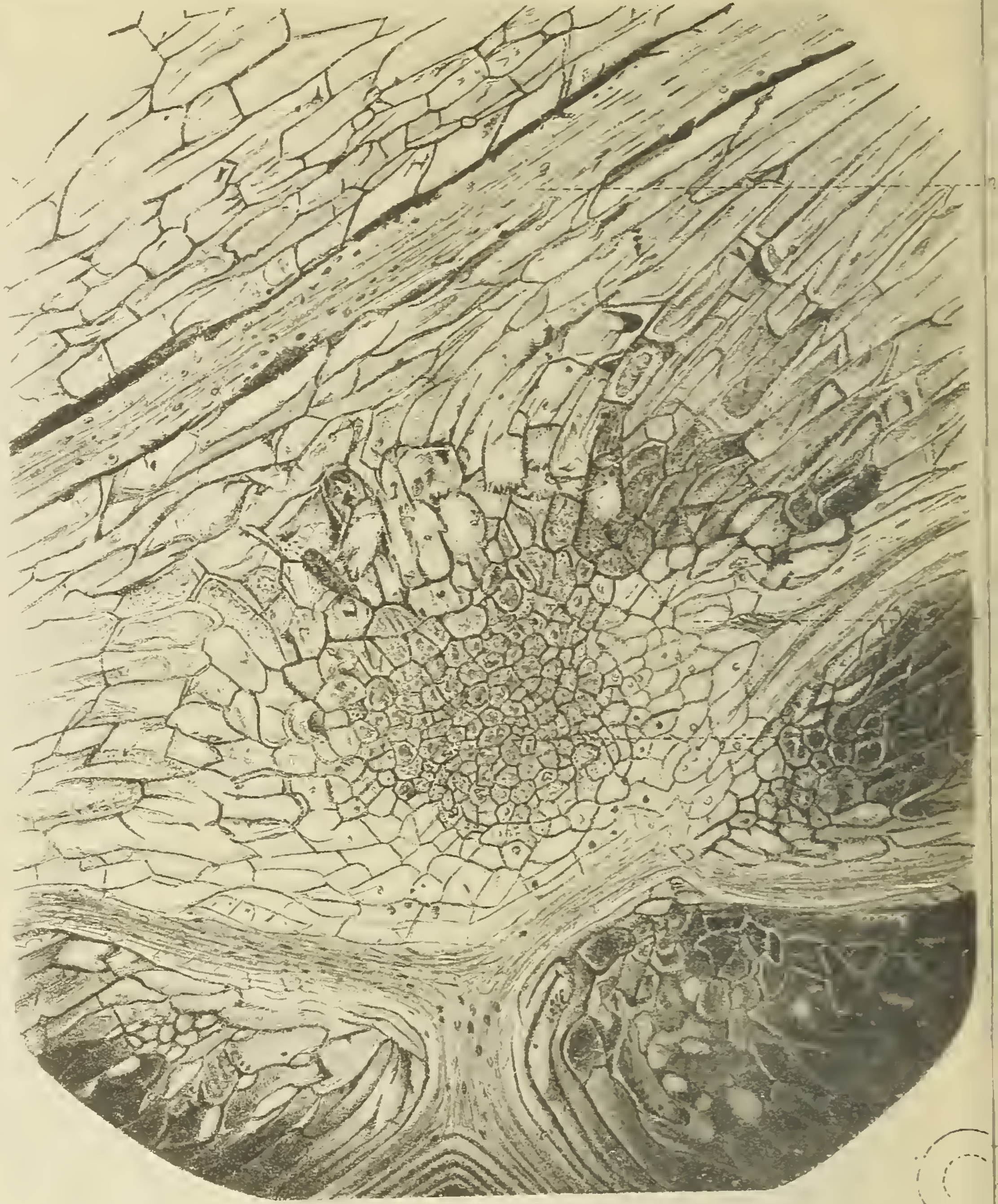
Dresden N.

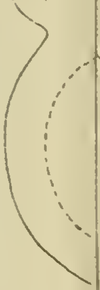
Lith. Anst. v. Johannes Arndt Jena.

22.

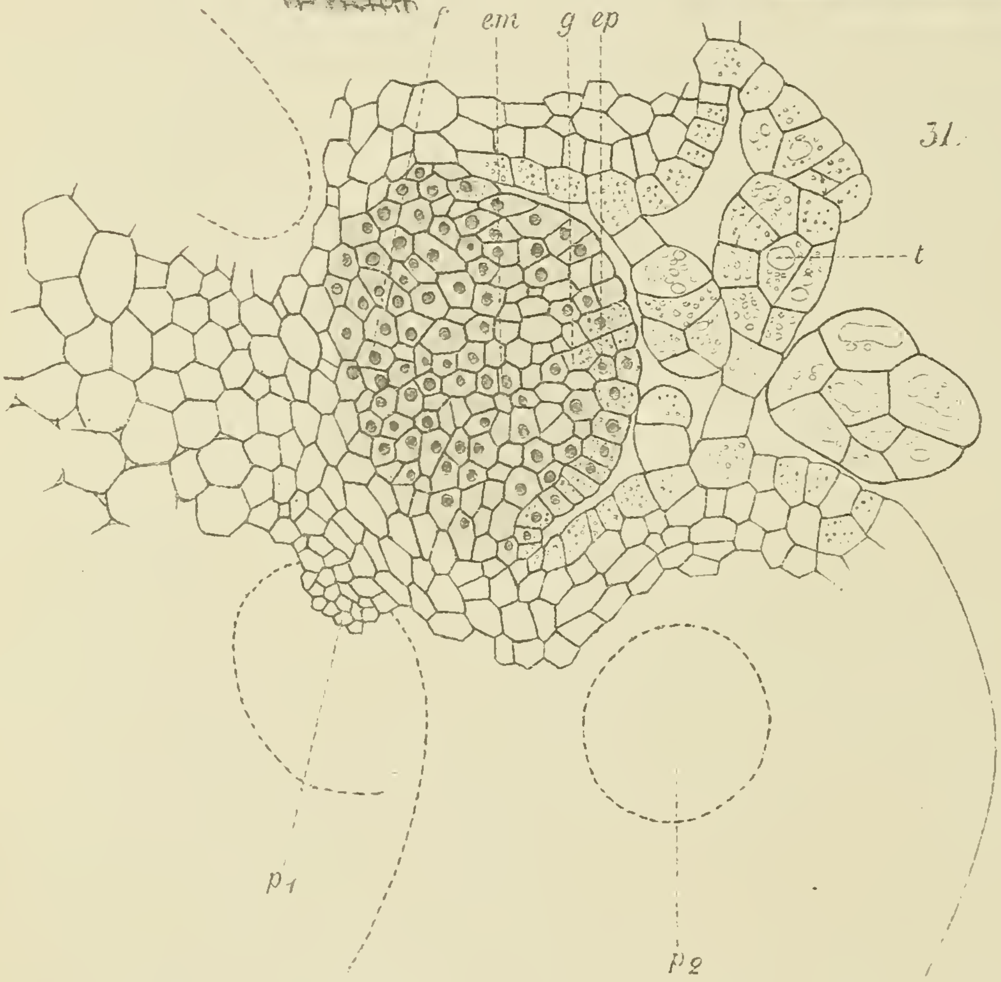


23.

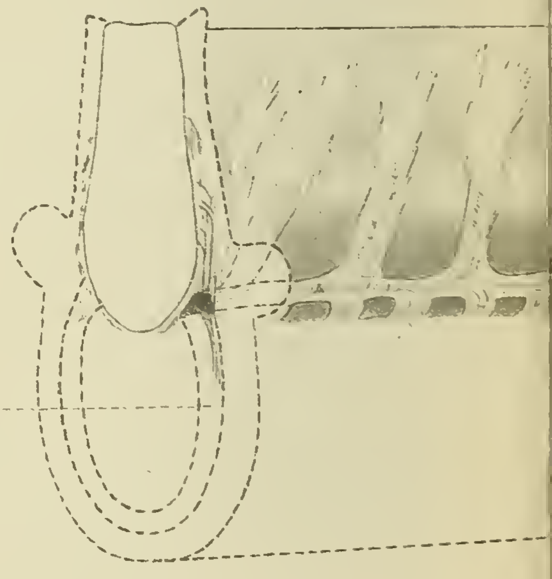




31.


f
em
g
ep
t
p_1
p_2

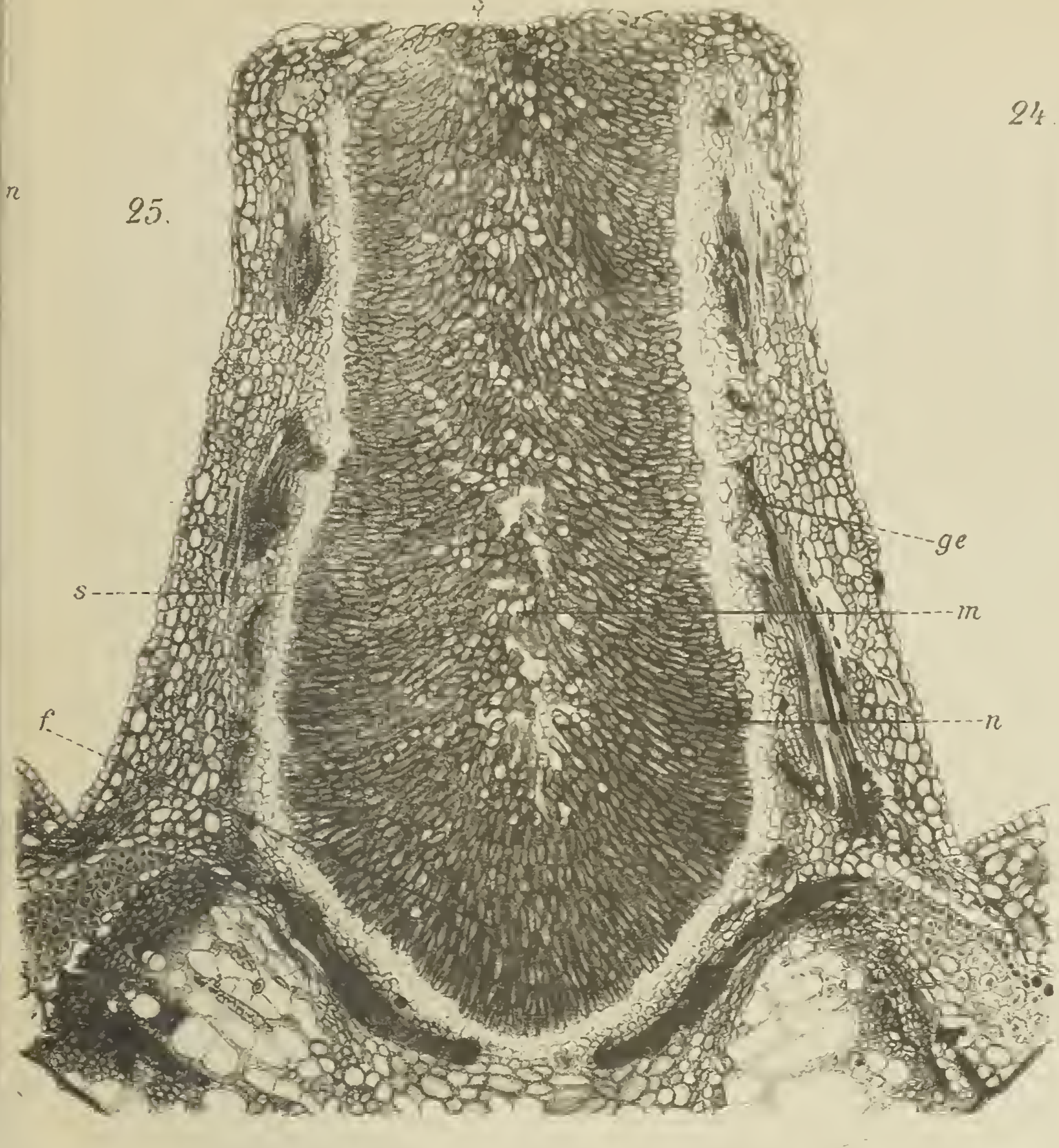
30.



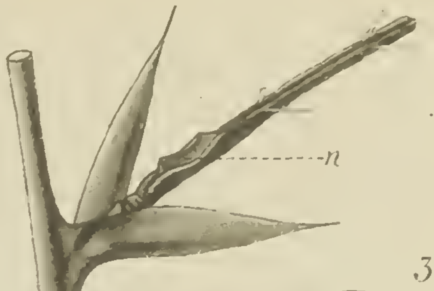
E. Schwendt gez.

Verlag von C. Hein

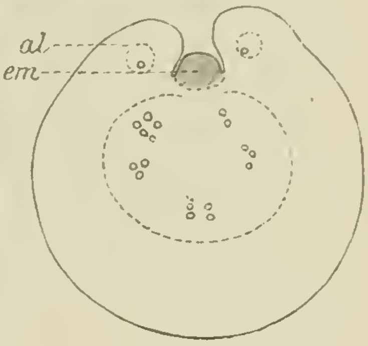
25.



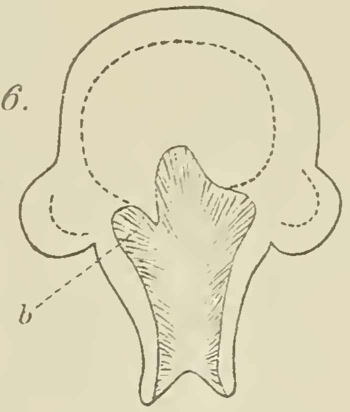
24.



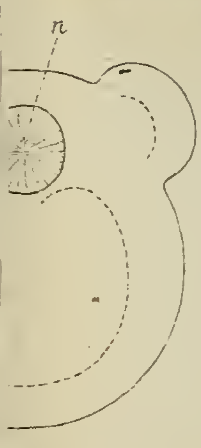
32.



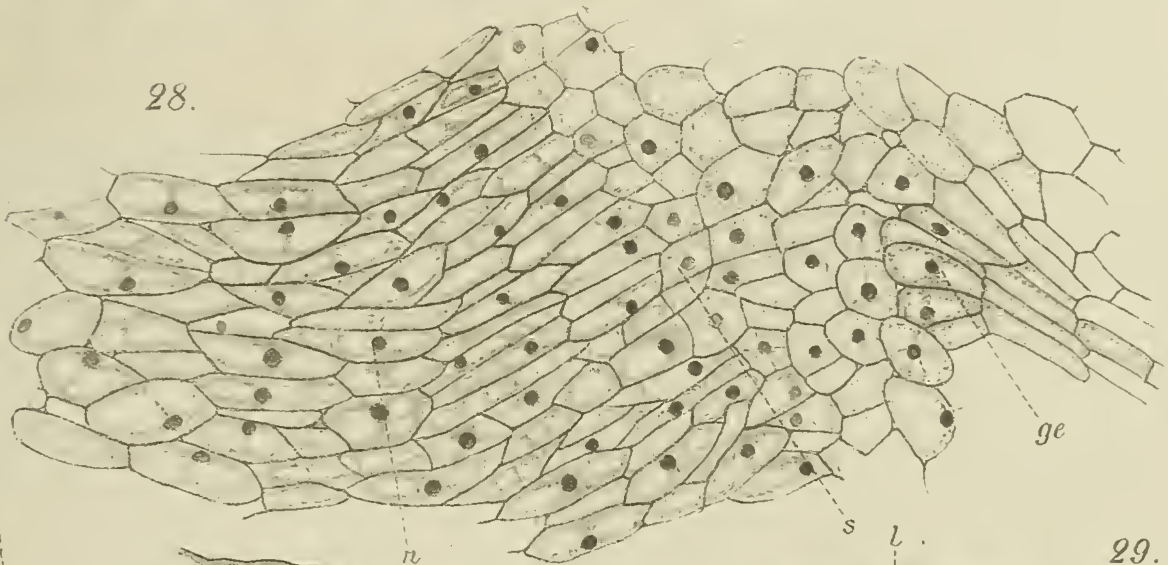
26.



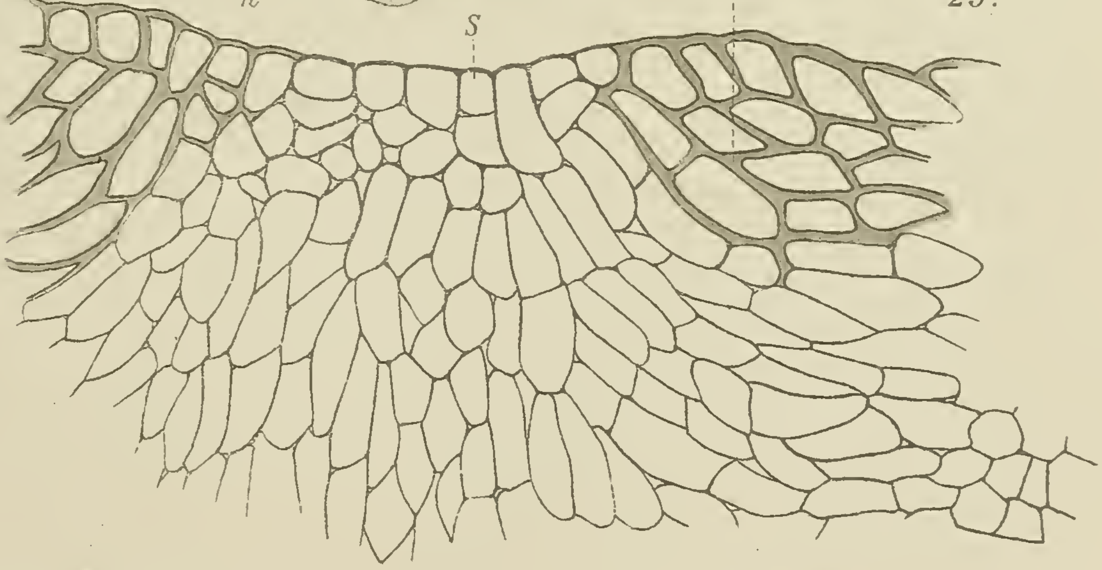
27.



28.



29.



Über die Verzweigungsart der Muscineen.

Von

M. Servít.
(Botan. Institut der k. k. böhm. Universität in Prag.)

Mit 4 Abbildungen im Text.

Angeregt durch die interessanten Ausführungen über die Verzweigung der Moose in Velenovský's Vergleichender Morphologie[1]), nahm ich mir vor, diesem Gegenstand noch eingehendere Aufmerksamkeit zu schenken. Ich habe mich dazu um so eher entschlossen, als die Angaben über dieses Thema in der einschlägigen Literatur sich in mancher Hinsicht widersprechen, und infolgedessen der wünschenswerten Klarheit ermangeln. Was bisher über dieses Thema gesagt worden ist, fußte zum größten Teile auf entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen (Leitgeb, Schiffner), wobei die Beobachtung der Zweige im erwachsenen Stadium fast völlig vernachlässigt wurde. Im ganzen konnte ich die Angaben Velenovský's bestätigen; es gelang mir aber doch, in einigen Punkten manch' neue Beobachtung zu machen, oder die schon bekannten Tatsachen zu ergänzen.

Als Untersuchungsmaterial benutzte ich die Mehrzahl der böhmischen Laub- und Lebermoose.

Bei den Lebermoosen unterscheidet man zwei Arten von Verzweigungen. Vorerst die Endverzweigung, bei welcher die Zweige exogen entstehen, dann die interkalare, endogene Sproßbildung. Leitgeb unterscheidet bei dem ersten Verzweigungstypus noch zwei weitere Modifikationen, und zwar die Endverzweigung aus der Segmenthälfte und jene aus dem basiskopen Basilarteile.

Diese Einteilung gründet sich auf dem Verhalten der Sprosse im jugendlichen Stadium, indem sie berücksichtigt, aus welchen Zellen die Zweige sich entwickeln. Wie wir im folgenden zeigen werden, stimmen die Jugendstadien mit vollkommen entwickelten Organen nicht immer überein.

---

[1]) Velenovský, Vergleichende Morphologie. Teil I. Prag (Řivnáč) 1905.

In erster Linie wollen wir den Charakter der sogenannten Angularblätter, wie sie Velenovský in seiner „Vergleichenden Morphologie“ bezeichnet, näher in Betracht ziehen. Velenovský hat zwar die Angularblätter nur für die Gefäßkryptogamen konstatiert, es zeigt sich aber, daß diese morphologische Analogie auch bei den Lebermoosen allgemein zum Vorschein kommt. Schon Leitgeb machte darauf aufmerksam, daß jenes Blatt, welches an der Basis des neuentstandenen Sprosses steht, stets eine abnormale Form aufweist, indem ihm ein Teil — zumeist das Öhrchen, oder auch ein Lappen — fehlt. Leitgeb erklärt diese interessante Erscheinung dadurch, daß der neue Sproß an der Stelle des unentwickelten Blatteils steht. Meinen Beobachtungen zufolge kann aber dieses Blatt, dessen wahren Charakter man besonders bei der Gattung *Mastigobryum* gut zu verfolgen vermag, nicht so einfach gedeutet werden. Dieses Blatt ist stets genau in die Mitte des Verzweigungswinkels inseriert (Fig. 1), und dies in der Weise, daß es seine Zugehörigkeit zu diesem oder jenem Zweige nicht erkennen läßt. Seine Insertionslinie verläuft senkrecht zur Richtung des noch ungeteilten Sprosses (im Gegensatze zu den normalen Blättern, wo sie quer verläuft) und es ist auch, was seine Form anbelangt, ziemlich verschieden, indem es eine dreieckige, der Basis zu stark verschmälerte Form erhält. Die Symmetralachse dieses Blattes verläuft parallel mit jener der Dichotomie.

Aus all' dem Gesagten geht nur hervor, daß es sich hier um das sogenannte Angularblatt Velenovský's handelt; dasselbe gewinnt dadurch an Interesse, daß es zugleich auf zwei Ästen inseriert erscheint, was aus einem mikroskopischen Querschnitt leicht zu entnehmen ist.

Der Umstand, daß beide dichotomischen Zweige miteinander verwachsen, war schon Leitgeb bekannt; bei *Mastigobryum trilobatum* erreicht der verwachsene Teil bis 1 mm Länge, und es sind dabei dicht unter dem Winkel der Dichotomie zwei kleine Unterblätter, die sogenannten Amphigastrien, wahrzunehmen, welche eben die Verwachsung beider Gabeläste verraten.

Das Angularblatt ist bei der Mehrzahl der Lebermoose vorhanden, wenn auch nicht immer so typisch wie bei *Mastigobryum trilobatum* entwickelt. Es ist in jedem Falle symmetrisch ausgebildet und auch so orientiert. Meinen Untersuchungen entsprechend wäre ich geneigt, mich der Ansicht hinzuneigen, daß dem Angularblatte eine spezielle, physiologische Funktion zukommt, indem es dazu bestimmt ist, die jungen Sproßknospen zu schützen. Dieser Aufgabe würde auch der Umstand entsprechen, daß sich dasselbe sehr rasch entwickelt, und in der Tat die jungen Sproßknospen deckt; es ist ja schon im jüngsten Stadium zirka um ein Drittel länger als die ganze Doppelknospe.

Das Angularblatt fehlt nur jenen Arten, deren Verzweigung Leitgeb als Endverzweigung aus dem basiskopen Basilarteile der Segmenthälfte bezeichnet.

Als interessanten Umstand wollen wir auch noch das hervorheben, daß die Blätter eines, durch die Endverzweigung entstandenen

Zweiges eine analoge Orientierung zum Angularblatte aufweisen, wie wir sie bei den Gefäßkryptogamen vorfinden. Wenn wir das Angularblatt als das erste eines der beiden Gabeläste bezeichnen, so wechselt sodann das folgende Blatt am Gabelzweige mit ihm ab.

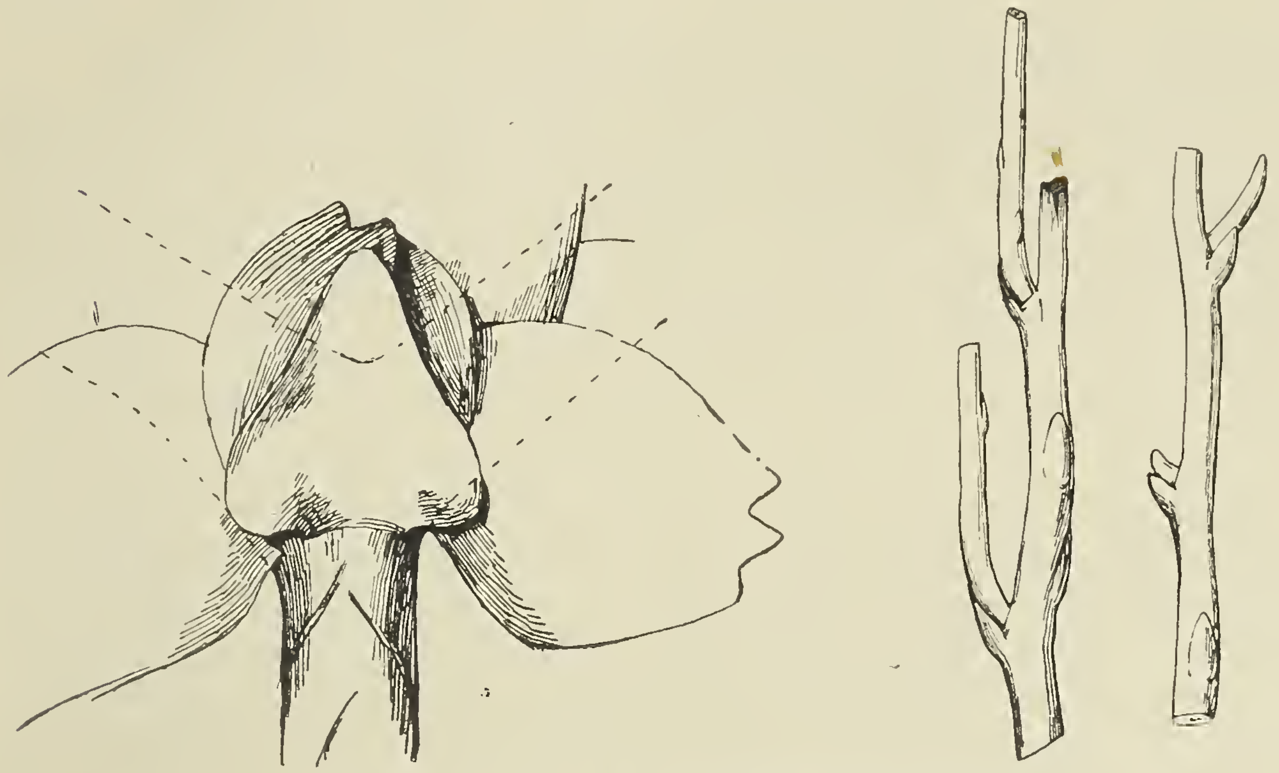


Fig. 1 und 2. *Mastigobryum trilobatum.*

Fig. 1. Angularblatt unter den Gabelästen. **Fig. 2. Verzweigte Flagellen.**

Den zweiten Haupttypus der Verzweigungsart der Lebermoose stellt uns die Interkalarverzweigung oder die monopodiale Verzweigung vor. Es ist nun interessant, zu vergleichen, in welchen Fällen die monopodiale, und in welchen die dichotomische Verzweigung zum Vorschein kommt. Bei denjenigen Lebermoosen, die dem Substrate angedrückt wachsen, und demzufolge auch zweireihig beblättert sind, macht sich stets nur die Endverzweigung (das ist die Dichotomie) geltend. Die dritte Blattreihe ist bei diesen Leber-

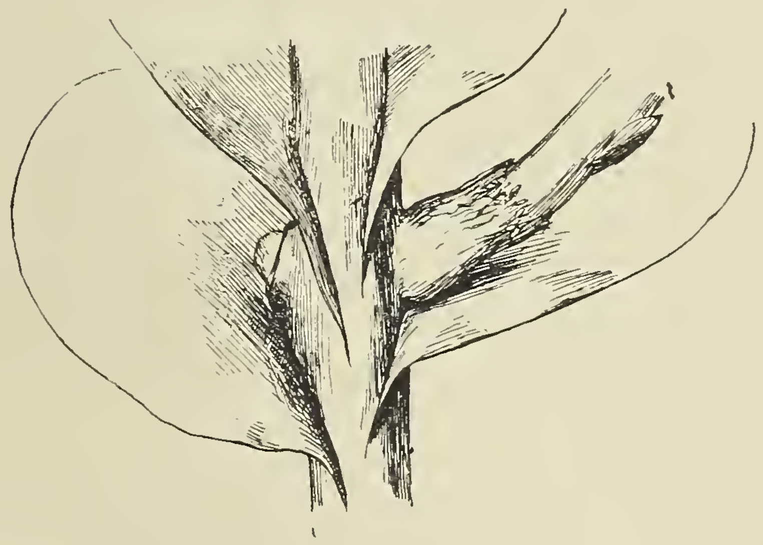


Fig. 3. *Plagiochila asplenioides.*

Seitenzweige.

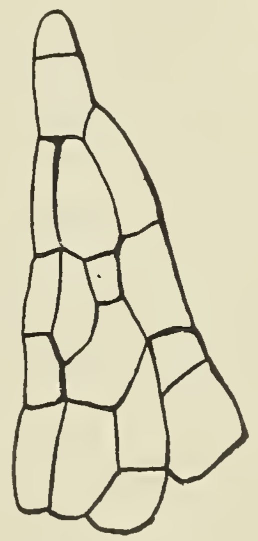


Fig. 4. *Mnium undulatum.*

Ein Blättchen von der basilären Astscheide.

moosen zu den sogenannten Amphigastrien reduziert[1]). Bei jenen Arten, die ein vertikales Wachstum aufweisen, tritt zwar auch normal, die Dichotomie, aber außerdem noch die interkalare Verzweigung auf. Es ist unrichtig, wenn Leitgeb behauptet, daß nur *Haplomitrium* keine bilaterale Ausbildung aufzuweisen vermag. Einige Arten der Gattung *Jungermania,* so die *J. julacea,* sowie auch einige *Cephalozien,* die vertikal wachsen, sind allseitig beblättert, und demzufolge durch eine interkalare Verzweigung gekennzeichnet. Ein allgemein bekanntes Beispiel der Monopodialverzweigung stellt uns das *Mastigobryum trilobatum* dar. Die obengenannte *Jungermania* ist in ihrer Verzweigungsart der Flagellen den pleurokarpischen Laubmoosen völlig homolog. Auch was den Ursprung dieser flagellenartigen Ausläufer betrifft, muß konstatiert werden, daß dieselben ausnahmslos aus der Blattachsel hervorkommen.

Mitunter beobachtet man, daß bei *Mastigobryum trilobatum* mehrere flagellenartige Zweige aus einer Blattachsel entspringen. Hierbei habe ich einmal vorgefunden, daß zwei solche Äste bis zu der Hälfte miteinander verwachsen. Auch die Verzweigung dieser, in drei Reihen mit kleinen schuppenförmigen Blättchen bewachsenen Flagellen, scheinen bisher wenig berücksichtigt zu werden. Die Zweige treten bei den verzweigten Sprossen stets genau aus der Achsel der Schuppen endogen hervor, wobei an der Basis des Zweiges stets die, für die interkalare Verzweigung so charakteristische Scheide entwickelt ist. Wie ich beobachten konnte, kommt diese Verzweigung entweder normalerweise oder in jenen Fällen, wo der Sproßgipfel beschädigt worden ist, vor. Es handelt sich also im letzteren Falle um eine natürliche Regeneration, die auch mit jener der Gefäßpflanzen übereinstimmt, da die neu entstandenen Zweige die Richtung des beschädigten Gipfels einnehmen (Fig. 2).

Eine interessante Modifikation dieser Verhältnisse konnte ich bei der *Plagiochila asplenioides* feststellen, deren Verzweigung vorzugsweise durch die Dichotomie geschieht. In einigen Fällen kommt aber auch bei dieser bilateral beblätterten Art die interkalare (monopodiale) Verzweigung vor, und dies bei sonst ganz normalen Pflänzchen, die aber nur selten auch die dichotomische Verzweigung aufweisen. Zum größten Teile waren sie unverzweigt, und die interkalar entstandenen Zweige entsprangen aus den Achseln der normalen Blätter und zwar genau in der Mitte ihrer Insertion (Fig. 3). Sie waren auch, wie ihre Mutterachse, bilateral beblättert, es war aber nicht gut möglich, die wechselseitige Orientierung der kleinen Blättchen an der Basis des Sprosses zu bestimmen. Der unterste Teil des Zweiges ist von einer Scheide umgeben, welche hier die bedeutendste Länge, die ich bei den Moosen beobachtet habe, erreicht (bis 3 mm). Die Figur 3 veranschaulicht jenes Stadium, wo der Sproß in der Form eines Hökers erscheint, welcher eben die Rindenkruste durchbrochen hat. Die Scheide ist zu dieser Zeit noch nicht entwickelt, indem sie erst im späteren Stadium durch das Gewebe langer, zylindrischer und fast vollkommen chlorophyllfreier Zellen in Form von durchflochtenen Fasern bemerkbar wird.

---

[1]) Dieser Terminus wird mit Unrecht — wie Velenovský zuerst mit Nachdruck betont hat — auch für die trichomartigen Schuppen an der Unterseite des Thallus der frondlosen Lebermoose benutzt.

Bei *Mastigobryum* entspringen nicht selten mehrere flagellenartige Sprosse aus der Achsel der Unterblätter. Desgleichen beobachtete ich bei *Plagiochila* zwei Pflanzen, bei denen je zwei Zweige aus der Blattachsel hervorbrachen; dabei war aber der zweite vertikal oberhalb des ersten inseriert. Diese seriale Anordnung der Sprosse erinnert auffallend an jene der dikotylen Phanerogamen.

Es ist wohl eine interessante Tatsache, daß bei den Lebermoosen die beiden Verzweigungstypen promiscue vorkommen. Ich wäre aber nicht geneigt, zu glauben, daß dies der Ausdruck dessen ist, daß die Verzweigungsart bei den Lebermoosen keine stabilisierte sei. Es scheint vielmehr, daß ein jedes folioses Lebermoos beider Verzweigungstypen fähig ist, daß aber, je nachdem die Pflanze dem Substrate angedrückt oder vertikal wächst, dies oder jenes zur Geltung kommt. Jene Lebermoose, die die erstere Wachstumsart aufweisen, verzweigen sich in der Regel dichotomisch, dagegen die vertikal wachsenden monopodial. Bei *Mastigobryum* und *Plagiochila* treten dann beide Verzweigungsarten hervor, was aber gewiß auch bei anderen Lebermoosen der Fall sein wird.

Wir wollen nun unsere Aufmerksamkeit dem Verzweigungstypus der Laubmoose zuwenden. In der einschlägigen Literatur finden wir nur dürftige Angaben über diesen Gegenstand. Die meisten Morphologen schließen sich den Ansichten Leitgebs[1]) an, der jeden Zusammenhang zwischen dem Zweige und dem unterstehenden Blatte verneint. Er sagt, daß ein jeder Zweig zu dem oberstehenden Blatte gehört, und daß er erst sekundär zu dem unterstehenden Blatte, mitunter bis in seine Achsel verschoben wurde.

Velenovský[2]) war der einzige, der auf Grund morphologischer Untersuchungen zu dem Schlusse gelangt ist, daß die Seitenzweige der Laubmoose ausnahmslos in die Achsel der unterstehenden Blätter gehören. Wenn dieser Zusammenhang nicht deutlich ist, so ist dies nach Velenovský erst durch sekundäre Verschiebung des Seitenzweiges auf die Mutterachse zu erklären. Diese morphologische Deutung steht im Widerspruche mit den ontogenetischen Tatsachen, nach welchen der Seitenzweig der Laubmoose als ein Höker am Grunde des nächst obenstehenden Blattes entsteht. Die vergleichende Morphologie hat jedoch an unzähligen Beispielen genügend bewiesen, daß die ontogenetischen Befunde für das morphologische Verständnis der Organe bedeutungslos sind, und wenn sie berücksichtigt werden, zu unrichtigen Schlüssen führen müssen. Ich habe ein außerordentlich reiches Material der heimischen Laubmoose untersucht, und kann in allen Fällen das oben ausgesprochene Gesetz Velenovský's bestätigen. Diesem Gesetze zufolge verzweigen sich alle Laubmoose monopodial, während bei den Lebermoosen beide Verzweigungsarten (die monopodiale und die dichotomische) sich geltend machen. Die Seitenzweige der Laubmoose entstehen stets aus der Blattachsel, und zwar typisch endogen (interkalar) aus den tieferen Schichten des Stengelgewebes.

---

[1]) Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose. Leipzig (Ambr. Abel.)
[2]) Velenovský, l. c.

Die monopodiale Verzweigung ist makroskopisch schon durch das Vorhandensein einer Scheide an der Basis des Zweiges gekennzeichnet, dieselbe trägt zumeist einige winzige Blättchen am Rande. Sehr schön ist diese Scheide bei der Gattung *Mnium* bemerkbar (Fig. 4), und bereits in Velenovský's „Vergleichender Morphologie" bildlich dargestellt. Sie ist hier bis 1 mm lang und im oberen Teile in schmälere oder breitere Abschnitte zerteilt. Mitunter bildet sie nur einen niedrigen Saum. Am häufigsten, so bei den pleurocarpen Laubmoosen, besteht sie aber aus bis zur Basis geteilten Blättchen. Diese bestehen gewöhnlich aus einer Zellschicht, deren Zellen dünnwandig und chlorophyllos sind. In dem Falle, wenn die Basis der neuen Zweige verdickt erscheint, wie wir dies z. B. bei *Mnium undulatum* antreffen, wächst die Scheide mit der verdickten Basis der Zweige — allerdings nur ganz kurz — zusammen.

Was die Verzweigungsart der Gattung *Sphagnum* betrifft, so finden wir hier ganz andere Verhältnisse, als bei den Laub- und Lebermosen, obwohl *Sphagnum,* was die Morphologie der vegetativen Teile anbelangt, in die gleiche Kategorie mit den übrigen Laubmoosen gestellt wird. Velenovský hat ebenfalls schon darauf aufmerksam gemacht, daß bei den Sphagnen keine bestimmte Orientierung der Zweige zu den Blättern existiert, was sich auch für die weiteren Verästelungen der Zweige geltend erweist. Auf diese Art entstehen dann die bekannten Blattbüschel, in denen sich zuerst nur ein Zweig entwickelt, welcher horizontal orientiert ist. Da aber diese Blattbüschel in fünf oder sechs Reihen stehen, so entstehen auf diese Weise fünf (sechs) Hauptsprossenreihen. Nahe der Basis des Hauptzweiges, aber bestimmt noch an dem Zweige, entspringt dann (endogen!) ein zweiter horizontaler Zweig. Aus der Basis dieses Zweiges entsteht dann der dritte Zweig, und auf ähnliche Weise der vierte. Diese Verzweigungsart läßt sich mit keiner anderen Verzweigung der übrigen Laubmoose vereinigen und spricht am besten dafür, daß *Sphagnum* als ein gegenüber allen Laubmoosen isoliert dastehender Moostypus anzusehen ist.

Wir wollen noch einige Bemerkungen hinsichtlich der Verzweigung der Moose im allgemeinen hinzufügen.

Leitgeb sagt, daß die Zweige bei den Laubmoosen und den Sphagnaceen aus dem basiskopen Basilarteile des Segments der Scheitelzelle entsteht, bei den Lebermoosen außerdem aus der ganzen Hälfte dieses Segments. Bei den Lebermoosen unterscheidet Leitgeb überdies die schon erwähnte Interkalarverzweigung, wenn sich der Sproß aus einer Initialzelle entwickelt. Diese Verzweigungsart, die selbst Leitgeb für minder wichtig hält, ist nach

Schiffner[1]) eine adventive, wie er es bei der Entstehung der flagellenartigen Zweige von *Mastigobryum* erklärt hat. Alle durch Endverzweigung entstandenen Zweige entwickeln sich exogen, wogegen alle Sprosse bei den Laubmoosen, die nach Leitgeb, Schiffner und Goebel in derselben Weise, durch Teilung eines Segmentteiles entstehen, immer endogenen Ursprungs sind. Ein Schnitt durch die Teilungsstelle der Lebermoose legt das beste Zeugnis dafür ab, daß sich die Endverzweigung mit der Dichotomie im Sinne der Morphologen deckt. Vergleicht man hingegen die interkalar entstandenen Zweige von *Mastigobryum*, so überrascht uns die auffallende Ähnlichkeit der Flagellen mit den Verzweigungen eines Laubmooses. Wenn wir aber diese interkalar entstandenen Sprosse mit Schiffner für „Adventivbildungen“ halten wollen, so müssen wir demzufolge die Verzweigung aller Laubmoose als adventiv bezeichnen — ein sehr befremdender, aber durchaus logischer Schluß. Interkalar entstehen bei den Lebermoosen die Sprosse aus Sproßmutterzellen, die im Gewebe des Stieles nahe der Blattinsertion (eigentlich oberhalb derselben) stehen. Leitgeb behauptet, daß sich solche Sproßmutterzellen in dem Stengel hinter einem jeden Blatte vorfinden, daß aber nur einige von ihnen zur Entwickelung gelangen. Meines Erachtens verlieren aber diese Sproßmutterzellen ihre Teilungsfähigkeit nicht, da dieselben nach der Beseitigung des Stengelgipfels auch in den Achseln der tiefer stehenden Unterblätter (so bei *Mastigobryum*) den Seitenzweigen den Ursprung geben. Auch bei den Laubmoosen sind wohl die Initialzellen vorhanden, wiewohl sie nicht so auffallend und von den sie umgebenden Zellen nicht scharf genug abgegrenzt sind. Dafür sprechen jene Erscheinungen, die nach Beschädigung resp. Beseitigung des Gipfels auftreten: in den Achseln der niedriger stehenden Blätter entstehen Sprosse, von welchen der dem Scheitel am nächsten stehende die Oberhand gewinnt und in die Richtung des Stengels sich stellt. Diese Sprosse können unmöglich durch Endverzweigung entstanden sein.

---

[1]) Schiffner, in Englers Pflanzenfamilien.

Uber Penicillium crustaceum Fries.

Von

Dr. P. Schürhoff, Göttingen.

Mit Tafel XI.

Die vorliegende Arbeit ist nur eine vorläufige Mitteilung über die Konidiengeneration von *Penicillium*. Die Perithecien habe ich bisher noch nicht erhalten, jedoch bin ich zur Zeit noch mit diesbezüglichen Versuchen beschäftigt. Die Schwierigkeit, die Perithecien von *Penicillium* zu bekommen, erhellt aus folgender Mitteilung in Rabenhorst's Kryptogamen-Flora[1]): „Brefeld erklärte die Bildung der Sklerotien durch Anaerobiose, doch sind trotz zahlreicher Wiederholungen seiner Versuchsanstellung nie mehr Sklerotien erzielt worden."

Auf die Kerne von *Penicillium* ist bisher nur Strasburger[2]) eingegangen. Seine Methode sei hier wiedergegeben: „Die in absolutem Alkohol fixierten *Penicillium*-Rasen lassen sich sehr gut mit Hämatoxylin färben, wonach festzustellen ist, daß in den Gliedern des Myceliums und der Konidienträger zahlreiche Zellkerne vorhanden sind. Die Zellkerne sind sehr klein, so daß sie starke Vergrößerungen verlangen. Sie sind in der Längsrichtung der Glieder gestreckt, durch feine Plasmastränge verbunden. In langen Gliedern zählt man ihrer sehr viele, in den kurzen Zweigen der Quirle an den Konidienträgern nur einen bis zwei, in den Sterigmen wohl nur einen im oberen Ende. Doch sind die Sterigmen meist an ihrer Spitze so stark mit Inhalt erfüllt, daß der Nachweis der Zellkerne dort unmöglich wird. In den Konidien kann man bei stärkster Vergrößerung mit Sicherheit je einen Zellkern unterscheiden."

Mit dem Gesagten wäre so ziemlich unsere bisherige Kenntnis über die Kerne von *Penicillium* erschöpft. Die Kleinheit des Objektes, die Schwierigkeit der Züchtung der Perithecien und nicht zuletzt der Umstand, daß ein so zartes Objekt besondere mikrotechnische Methoden erheischt, haben unsern häufigsten Pilz vor genauem Studium bisher geschützt, zumal noch die Autorität

---

[1]) Bd. I. Abt. VIII. S. 157.

[2]) Strasburger, Das botanische Praktikum. 1902. S. 463.

Brefelds wohl dazu beitragen kann, ein solches Objekt einer erneuten Arbeit bez. Nachprüfung zu entziehen.

Als Nährboden für den Pilz schien Brot schon aus dem Grunde von vornherein prädestiniert zu sein, weil bei der späteren mikrotechnischen Behandlung der Pilz am besten in Verbindung mit seinem Nährboden bleiben muß, um nicht verloren zu gehen. Es wurde daher von andern Nährböden abgesehen.

Zur Fixierung wandte ich die schwächere Flemming'sche Lösung an¹). Zum Färben benutzte ich Safranin-Gentianaviolett oder Eisenhämatoxylin. Ein Übelstand bei *Penicillium* ist der, daß der Pilz von wässerigen Lösungen schlecht benetzt wird. Um dem abzuhelfen, wurden die kleinen Stücke Brot, die mit *Penicillium* vollkommen bedeckt waren, im Reagensglase mit Flemming'scher Lösung gekocht; nach dem Erkalten wurde das Material dann in frische Chromosmiumessigsäure übertragen. Durch dieses Verfahren wurde nicht nur der Pilz vollkommen benetzt und die Luft ausgetrieben, sondern die Stärkekörner des Substrates lösten sich vollständig auf und störten bei der mikroskopischen Untersuchung nicht mehr. Nach dem Auswaschen der Flemming'schen Lösung gelangte das Material vom zehnprozentigen Alkohol angefangen u. s. w. durch Xylol in Paraffin von 54° Schmelzpunkt. Die Schnitte wurden in einer Dicke von 5 μ ausgeführt. Das Material wurde auch mit absolutem Alkohol fixiert, erwies sich dann aber zu hart, um geschnitten werden zu können, so daß hiervon abgesehen wurde.

Die Methode Strasburgers²) wandte ich ebenfalls versuchsweise an, um mich jedoch zu überzeugen, daß für den vorliegenden Fall das Verfahren nicht nutzbringend anzuwenden war, da der Alkohol die Membran zu Faltungen veranlaßte und das Plasma kontrahierte, so daß man den Eindruck erhielt, als ob die Zellkerne durch Plasmafäden verbunden seien, wie dies auch Strasburger angibt.

Natürlich wurde zum Vergleich auch mit lebendem ungefärbten Material gearbeitet, um die Verteilung des Plasmas, die Veränderung der Form der Sterigmen etc. zu kontrollieren.

Die Konidiensporen sind rundlich mit dicker Membran umgeben. Die Membran zeigt an zwei Polen noch kleine Spitzen, die anzeigen, wo sich die Spore vom Sterigma abgeschnürt hat. Außerdem ist die Exine mit ganz feinen stachelförmigen Erhöhungen versehen, die nicht gerade sehr nahe beieinander stehen. Diese Membranzeichnung ist nur sehr schwer zu sehen, bei den bestgefärbten Präparaten dann am schönsten, wenn sich der Inhalt der Spore etwas kontrahiert hat, so daß der Querschnitt der Membran gewissermaßen frei liegt. Die mit Safranin-Gentianaviolett gefärbten Sporen ließen die zackige Membran besser erkennen als die mit Eisenhämatoxylin gefärbten. Bei den jüngsten Konidien

---

¹) Strasburger, Das bot. Prakt. 1902.

²) Ebenda, S. 463.

ist von dieser Zeichnung nichts zu sehen, sie entwickelt sich allmählich während des weiteren Ausreifens der Konidien.

Die Sporen sind einkernig und haben einen körnig-wabigen Protoplasten. Der ruhende Kern zeigt eine Kernhöhle und einen Nucleolus; der übrige Raum der Spore wird von dichtem Protoplasma ausgefüllt.

Die Keimung erfolgt in der bereits von Loew[1]) angegebenen Weise, indem die Außenhaut der Konidie zerreißt und die Innenhaut zu einem Keimschlauche herauswächst. Vorher schwillt die Spore bedeutend an, meist bis zum dreifachen Durchmesser. Der Inhalt der Spore wird dann vacuolenreich. Die Keimschläuche brechen häufig gleichzeitig an mehreren Stellen aus der Spore heraus; sie wachsen nur an ihrer Spitze. Die Fäden werden von Scheidewänden durchsetzt.

Es verlohnt sich hier wohl, die Angaben Brefelds zum Vergleich heranzuziehen, besonders betreffs der Konidiensporen[2]): „Auch die stärksten Vergrößerungen geben nicht hinreichende Mittel, eine andere als negative Beschreibung zu geben. Man erkennt nichts von einem Inhalte, nichts von einer Membran, die ihn umschließt, noch an deren Außenflächen irgend eine Verzierung. Man mag sie drehen und wenden wie man will, auch die Nabelgegend, mit der sie dem mütterlichen Organismus aufgesessen hat, ist nicht mehr aufzufinden.“ Diese negativen Angaben Brefelds können jetzt durch die entsprechenden positiven ersetzt werden; nämlich: Der Inhalt der Spore besteht aus Kern mit Nucleolus und dichtem Protoplasma. Die Konidien werden von einer dicken Membran umgeben, die mit kurzen Stacheln versehen ist. Die „Nabelgegend“ ist auch bei älteren Sporen noch aufzufinden. Zum Vergleiche dienen Figuren 13—15.

Die Kernteilungen in den Hyphen erfolgen in der Weise, daß der Kern sein Volumen vergrößert; es bilden sich dann zwei Chromosomen heraus, die meistens kommaförmig gekrümmt sind. Der Nucleolus büßt allmählich sein Färbungsvermögen ein, woraus auf eine Reduktion seines Inhaltes zu schließen ist und verschwindet bald vollkommen; in welcher Weise er hier in die Kernteilung eingreift, wage ich nicht zu entscheiden. Daß der Nucleolus der Träger der Chromatinsubstanz bei *Penicillium* ist, wie Golenkin[3]) für verschiedene Algen, ja selbst Moose angibt, scheint mir mehr wie fraglich. Die Analogien mit den Kernteilungen der höheren Pflanzen sind zu deutlich und das Objekt zu wenig demonstrativ für solche minutiöse Untersuchungen, als daß eine derartige Annahme gerechtfertigt erscheinen könnte.

Beim Fortschreiten der Teilung sieht man jetzt vier Tochterchromosomen auftreten, die sich von den Mutterchromosomen durch ihre geringere Dicke unterscheiden. Manchmal sieht man die vier

---

[1]) Brefeld, O., Botanische Untersuchungen über Schimmelpilze. II. Heft. Die Entwicklungsgeschichte von *Penicillium*. Leipzig 1874. S. 7.

[2]) Brefeld, S. 26.

[3]) Bei Körnicke, Der heutige Stand der pflanzlichen Zellforschung. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1903. S. 68.)

Tochterchromosomen noch in der Lage, daß sie die Entstehung aus zwei Mutterchromosomen durch Längsspaltung erkennen lassen. Die Chromosomen stellen sich dar als plumpe Stäbchen: sie sind ungefähr um die Hälfte länger als breit. Zwischen den Chromosomen findet man in günstigen Fällen zwei verbindende Spindelfasern oder überhaupt nur eine Brücke zwischen den Chromosomengruppen, da die verbindenden Fasern sich häufig teilweise decken oder sich aneinander gelegt haben. Meistens sieht man jedoch, besonders in den mit Plasma vollgepfropften Sterigmen, die Spindelfigur, bez. die der achromatischen Figur entsprechende Stelle fast ungefärbt. Die Tochterkerne bilden bald ihr Ruhestadium wieder aus; es entsteht eine Kernhöhle, die sich gegen das umliegende Plasma abhebt, und auch der Nucleolus erscheint wieder. Besonders groß tritt der Nucleolus in den Konidiensporen auf.

Strasburgers[1]) Mitteilung, daß die Kerne durch langgezogene Plasmafäden in Verbindung ständen, ist unrichtig. Man sieht, daß die Kerne meistens in dichtes Plasma eingehüllt sind, wodurch besonders auch die Kernhöhle deutlich wird, während sonst der Mycelfaden viele große Vakuolen enthält. Ja, man kann wohl sagen, daß jedesmal zwischen zwei Vakuolen ein Zellkern liegt. In älteren Fäden liegen manchmal auch zwei Zellkerne nebeneinander. Figur 7 zeigt zwei derartige Kerne, beide in Teilung. Wie ich bereits hervorgehoben habe[2]), liegt die Ursache der Strasburger'schen Anschauung in der Fixierung des Materials.

Erwähnt sei hier noch, daß Maire[3]) bei den Teilungen der *Basidiomyceten*-Kerne ebenfalls zwei Chromosomen beobachtet hat.

Die Sterigmen haben durchaus nicht immer die gleichmäßige Form, wie sie z. B. bei Brefeld abgebildet sind. Im Gegenteil, man kann häufig beobachten, wie sich in der oberen Mitte des flaschenförmigen Sterigmas das Plasma zusammenballt und allmählich in die Höhe steigt; der „Flaschenhals" verkürzt sich, sobald die fertige Spore abgetrennt ist. Schon etwas vorher findet in dem oberen Drittel des Sterigmas eine Kernteilung statt. Um den neuen Sporenkern drängt sich jetzt das Plasma dicht zusammen und schiebt sich mit dem Kern in den Flaschenhals. Jetzt entsteht am Ende des Sterigmas eine köpfchenförmige Anschwellung, die sich schnell vergrößert. Schon sieht man die Sporenmembran sichelförmig um die neue Spore gelegt, und beobachtet, wie sie mit der Spore weiter wächst. Sobald der neue Sporenkern in das Köpfchen eingetreten ist, beginnt der Kern im Sterigma eine neue Teilung.

Die Kernteilungen im Sterigma erfolgen nach Art der vegetativen Teilungen des Pilzes. Die abgeschnürten Sporen sind nicht alle von gleicher Größe, sondern wachsen immer noch etwas nach. Sie bleiben je nach den äußeren Umständen noch eine Zeit lang durch die Verbindungsstelle der Membran aneinander haften, oder fallen bald ab. Die Bemerkung Brefelds[1]), die Nabelstelle verliere sich „später mit dem Zerfallen der Kette, ohne daß die Sporen auch nur eine Spur davon behalten“, ist bereits vorhin widerlegt.

---

[1]) Strasburger, Das botanische Praktikum. S. 463.

[2]) s. S. 2.

[3]) s. Körnicke, Der heutige Stand der pfl. Zellf. S. 124.

Figurenerklärung.

Die Mikrophotogramme sind hergestellt mit Leitz-Ölimmersion 1/16 und Okular III. Die Zeichnungen wurden mit dem Abbe'schen Apparat gezeichnet und zwar nach Schnittpräparaten von 5 μ Dicke. Figuren 1—15 waren gefärbt mit Safranin-Gentianaviolett. Vergrößerung Fig. 3. 4b. 6—15; 3800.

Fig. 1: Sterigmen mit Konidien, beide mit Plasma dicht erfüllt. In den Sterigmen ist je ein Zellkern zu sehen, ebenso in den Konidien.

Fig. 2: Mycelfaden, zeigt große Vakuolen und jedesmal in einer Plasmabrücke einen Zellkern.

Fig. 3: Kern im Mycelfaden, der im Begriff ist, zur Teilung überzugehen.

Fig. 4a: Kerne in Teilung, das zwischen den Strichen liegende Stück in 4b nochmals dargestellt.

Fig. 4b. Drei Kerne in Teilung: Der untere Kern zeigt die aus den zwei Mutterchromosomen hervorgegangenen vier Tochterchromosomen, der mittlere Kern ist in der Prophase, der Nucleolus hat sein Färbungsvermögen zum Teil schon eingebüßt, daneben zwei Chromosomen; der obere Teil des Kernes ist ebenfalls in Prophase, der Nucleolus ist geschwunden und die beiden Mutterchromosomen haben sich herausgesondert.

Fig. 5a und b zeigen drei Kernteilungen, bei der mittleren Teilung sind zwei die gegenüberliegenden Tochterchromosomen verbindenden Fasern zu sehen.

Fig. 7: Zwei Kerne in einer Plasmabrücke, beide in Teilung.

Fig. 8: Kern unterhalb der Sterigmen in Teilung.

Fig. 9: Kern aus einem Mycelfaden in Teilung.

Fig. 10—12: Kernwanderungen und Kernteilungen im Sterigma.

In Fig. 10 sieht man, daß sich zwei Kerne im Sterigma befinden; es bildet sich schon eine neue Konidie.

In Fig. 11 ist ein späteres Stadium dargestellt. Der eine Kern des Sterigmas ist in die Konidienlage hineingewandert, der im Sterigma zurückbleibende Kern teilt sich bereits wieder. Das Plasma der Konidienanlagen hat sich bereits von dem des Sterigmas getrennt.

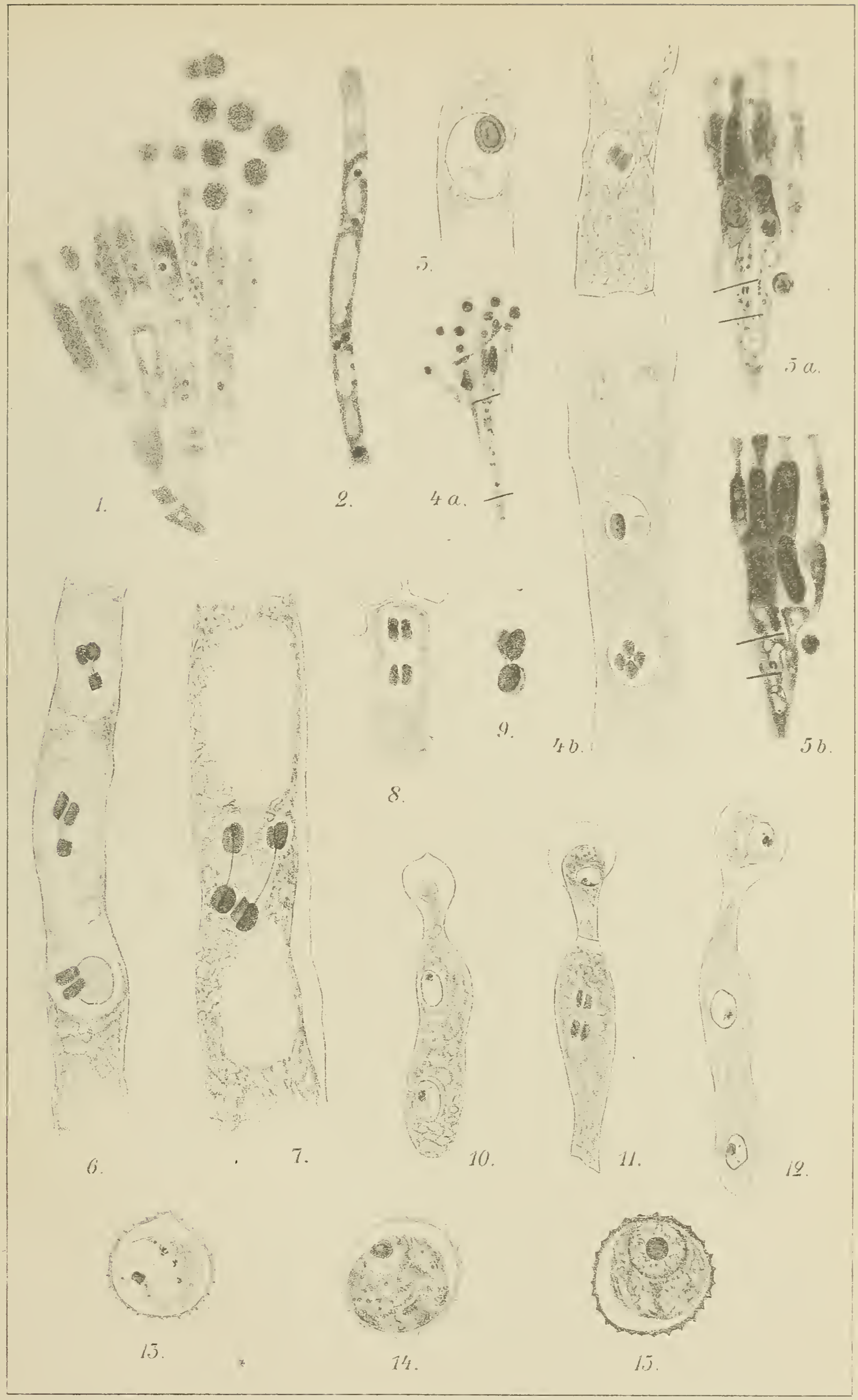
Fig. 12 zeigt die Konidie im Begriff der Abschnürung. Das Sterigma enthält bereits wieder zwei Kerne. Bemerkt werden mag hierzu, daß sich bei langsamem Wachstum die Kerne nicht so schnell hintereinander teilen, so daß die Sterigmen in Wahrheit einkernig sind, und nur während der Fruktifikation noch einen Kern für die nächstfolgende Konidie ausgebildet haben.

Ich möchte noch darauf hinweisen, daß die Sterigmen während der Fruktifikation durchaus nicht gleiche Form haben; um den bezw. die Kerne ist das Sterigma stets etwas angeschwollen.

---

[1]) Brefeld, S. 32.

1907


1.
2.
3.
4 a.
5 a.
4 b.
5 b.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.

P. Schürhoff gez. Verlag von C. Heinrich, Dresden-N. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

BRITISH MUSEUM NATURAL HISTORY